

Die Wirtsspezifität
bei *Dactynotus* (U.) *jaceae* (L.) s. lat.
und *Dactynotus* (D.) *cichorii* (Koch) s. lat.
(Homoptera, Aphididae)

Georg Christian Mosbacher

1961

Die Wirtsspezifität
bei *Dactynotus* (U.) *jaceae* (L.) s. lat.
und *Dactynotus* (D.) *cichorii* (Koch) s. lat.
(Homoptera, Aphididae).

Inaugural - Dissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde
der
Hohen Naturwissenschaftlichen
Fakultät
der
Ludwig - Maximilians - Universität
zu München

vorgelegt
von
Georg Christian Mosbacher
Forst / Rheinpfalz

1961



1. Berichterstatter: Prof. Dr. W. Jacobs

2. Berichterstatter: Prof. Dr. H. Autrum

Tag der mündlichen Prüfung: 26. 7. 1961

I N H A L T

	Seite
I. Einführung und Problemstellung.	1
II. Allgemeine Biologie und taxonomische Gliederung der Gattung <i>Dactynotus</i> Raf.	4
III. Zuchthaltung und Pflanzenmaterial.	6
IV. Die Wirtsspektren der <i>Dactynotus jaceae</i> - und <i>cichorii</i> -Gruppe.	7
A. Methodik der Wirtsspektrenbestimmung.	7
1. Allgemeine Prinzipien.	7
2. Versuchsmethoden.	9
B. Die <i>Dactynotus</i> (U.) <i>jaceae</i> - Gruppe.	12
1. <i>Dactynotus jaceae</i> ssp. <i>henrichi</i> CB, 1950.	12
a) Wirtswahl bei Mehrpflanzenangebot.	13
b) Der Fecundity - Test.	17
b1) Die Saugrate der Imagines.	19
b2) Die Vitalität der Imagines.	27
b3) Die Fertilität der Virgines.	31
b4) Die Vitalität der Larven.	34
b5) Die "Suszeptibilität" der Pflanze.	36
b6) Die Entwicklung der Filialimagines.	39
Die Mortalität bei höheren Larvenstadien.	39
Die Entwicklungsdauer der Filialgeneration.	39
Die Körpergröße der F ₁ - Imagines.	40
Morphendetermination.	41
b7) Zusammenfassung der Resultate des Fecundity-Testes mit <i>D. jaceae henrichi</i> .	43
2. <i>Dactynotus jaceae</i> s.str. (L., 1758).	46
3. <i>Dactynotus jaceae</i> ssp. <i>reticulatus</i> HRL, 1939.	48
4. <i>Dactynotus montanivorus</i> Mosbacher, 1959.	50
5. <i>Dactynotus minor</i> CB, 1940.	51
6. <i>Dactynotus aeneus</i> HRL, 1939.	52
7. <i>Dactynotus macrosiphon</i> HRL, 1939.	53
8. Überblick über die <i>Dactynotus jaceae</i> - Gruppe. Wirtskreise und Pflanzenverwandtschaft.	54
C. <i>Dactynotus</i> (D.) <i>cichorii</i> (Koch, 1855) s.lat.	56
a) Ergebnisse der Wirtswahlversuche.	57
b) Ergebnisse des Fecundity - Testes.	59

	Seite
V. Konstanz und Grundlagen der Wirtsspezifität.	62
A. Die Parasiten - Wirts - Relation im Jahresablauf.	62
1. Der Einfluß meteorologischer Umweltsbedingungen auf das Wirtsspektrum.	62
2. Die Wirtseignung in Abhängigkeit von der Entwicklungsphase der Pflanze.	64
3. Die Nahrungsspezifität bei verschiedenen saisonalen Blattlausmorphen.	69
a) Die Strenge der Wirtsspezifität bei ungeflügelten und geflügelten Virginoparen.	70
b) Fundatrix und Sexuales.	74
B. Gewöhnung an ein nichtspezifisches Substrat.	77
a) Gewöhnung der F ₁ - und F ₂ -Virgo an das atypische "Parental"-Substrat.	78
b) Adaptation bei Dauerzucht auf einem nichtspezifischen Wirt.	79
c) Umstimmung der Nahrungsspezifität bei der Zucht auf einem Fremdsupstrat.	81
d) Adaptationsversuche über einen Zwischenwirt.	82
C. Künstliche Art- und Rassenbastardierung.	83
1. Das Paarungsverhalten der Sexuales.	83
2. Methodik der Kreuzungsversuche.	85
3. Kreuzung der Parentes und Entwicklung der Eier.	87
4. Die Zucht der F ₁ -Bastarde.	89
VI. Diskussion.	92
1. Prinzip der Nahrungsspezifität und Analyse des Resistenzmechanismus nichtspezifischer Pflanzen.	92
2. Konstanz, genetische Grundlagen und taxonomischer Wert der Wirtsspezifität.	97
VII. Zusammenfassung.	104
Schriftenverzeichnis.	107
Anhang: Abbildungen 1 - 22.	

Abkürzungen und Symbole.
(in Tabellen und Abbildungen).

- F = Fundatrix
V₁ = 1. ("fundatrigene") Generation von Virgines
V₂ = 2. Generation von Virgines usw.
Sp = Sexupara
♀ = Sexualweibchen
L₁₋₄ = 1. - 4. Larvenstadium.
apt. = apter, flügellos
al. = alat, geflügelt
Saugr. = Saugrate
Vit.Imag. = Vitalitätsbeiwert der Imagines
Vit.L. = Vitalität der Larven
Fert. = Fertilität
Susz. = Suszeptibilität der Pflanze
YY = (very young), stark wachsend
Y = (young), wachsend
YM = (Young-mature), Wachstum fast abgeschlossen, Knospenstadium
M = (mature), Wachstum abgeschlossen, Blüte
OM = (old-mature), beginnende Seneszenz
O = (old), Seneszenz; R = Rosette
scab = *Centaurea scabiosa*
j.ang = *Centaurea jacea angustifolia*
j.jac = *Centaurea jacea jacea*
rhen = *Centaurea rhenana*
cyan = *Centaurea cyanus*
mont = *Centaurea montana*
C.ac = *Carduus acanthoides*
Serr = *Serratula tinctoria*
Camp = *Campanula rapunculoides*
C.ol xp = *Cirsium oleraceum x palustre*
Cich = *Cichorium intybus*
Laps = *Lapsana communis*
Hyp = *Hypochoeris radicata*
L.aut = *Leontodon autumnalis*
L.hisp = *Leontodon hispidus*
Pier = *Picris hieracioides*
Tar = *Taraxacum officinale*
Sonch = *Sonchus arvensis*
Cr.b = *Crepis biennis*
Cr.v = *Crepis virens*
H = Hauptwirt
T = Testwirt
K = Kontrolle



Digitized by the Internet Archive
in 2026

I. Einführung und Problemstellung.

Allein aus Mitteleuropa sind bisher fast 1000 verschiedene Blattlausarten bekannt geworden, eine Zahl, deren Höhe bei der Geschlossenheit und Uniformität dieser Insektengruppe überrascht. In der Tat ist die Ähnlichkeit im Habitus bei vielen nahe verwandten Arten so groß, daß ein in der Praxis brauchbares morphologisches Unterscheidungsmerkmal zur Artdetermination oft nicht gefunden werden konnte. Für die weitere systematische Aufgliederung solcher Artenkomplexe sind in der Hauptsache physiologische Unterschiede innerhalb der Gruppen maßgebend. Hierbei spielt die Nahrungsspezifität, die ja gerade bei den Aphiden sehr ausgeprägt sein kann, fast immer die bedeutendste Rolle. Die meisten Blattläuse müssen als oligophag und monophag betrachtet werden. Selbst Fälle von Monophagie 1. Grades - um die HERING'sche Klassifizierung zu gebrauchen (HERING, 1955) - treten hier offenbar recht häufig auf, während die Zahl der Blattläuse mit polyphager Ernährungsweise vergleichsweise sehr klein bleibt.

Als Beispiel eines Artenkomplexes mit zahlreichen, in ihrer Morphologie einander außerordentlich ähnlichen Gliedern sei nur der Formenkreis der sog. "Schwarzen Bohnenlaus", *Aphis fabae* Scop., erwähnt, der wegen der ökonomischen Bedeutung dieser Tiere als Direktschädlinge und Virusvektoren im Garten- und Ackerbau immer wieder Gegenstand umfangreicher Untersuchungen war (BÖRNER & JANISCH, 1922; JANISCH, 1926; FRANSSSEN, 1927, 1930; JACOB, 1945; DE FLUITER, 1949; F.P.MÜLLER, 1957). Die obligatorisch migrierende Nominatform *Aphis fabae* gehört zu den bekanntesten der polyphagen Blattlausarten (Winterwirte: *Evonymus*, *Philadelphus*, *Viburnum*; Sommerwirte: *Vicia faba*, *Beta*, *Pirus*, *Solanum tuberosum*, *Dahlia* u.a.). Ihre nächsten Verwandten aber zeigen eine z.T. wesentlich engere Wirtsbreite und greifen aus dem reichen Speisezettel von *Aphis fabae* nur einzelne oder gar einen einzigen der Winter- und Sommerwirte heraus, wobei sich im einzelnen die Wirtsspektren in mannigfacher Weise überschneiden können. Bedeutsam werden diese Unterschiede in der Nahrungsspezifität der verschiedenen Schwarzen Bohnenlausformen durch gleichzeitig auftretende graduelle Unterschiede z.B. in der Virulenz, in der Bedeutung als Virusüberträger und Pflanzenschädlinge, durch Aufgabe des Wirtswechsels bei einzelnen Formen usw.. Diese Gründe lassen eine Aufteilung des gesamten Formenkomplexes durch-

aus gerechtfertigt erscheinen.

Die Vielfalt von morphologisch nahezu identischen und nur in ihrer Biologie mehr oder weniger differierenden Blattlausformen führte bei den Aphidologen zu einer sehr unterschiedlichen Auffassung über die Größe der taxonomischen Einheit und die Anwendbarkeit des Artbegriffes. Hinzu kommt, daß Versuche über die wechselseitige Bastardierbarkeit der einzelnen Formen fast noch nirgends durchgeführt wurden.

Die Aufdeckung solcher Formenkreise unterstrich also einmal mehr die Bedeutung der Nahrungspflanzen für die Aphidensystematik (HILLERIS LAMBERS, 1950a; F.P.MÜLLER, 1956). Zum andern löste sie eine Fülle von Betrachtungen aus über die Mechanik der Wirtswahl und den "Botanischen Sinn" der Blattläuse, die ja ihre spezifischen Wirte von der Masse der andern, für sie uninteressanten Pflanzen unterscheiden müssen. So sehen DETHIER (1947, 1953, 1954) und FRAENKEL (1953b, 1959) in den "odd substances", also in sekundären Pflanzenstoffen sog. "tokens stimuli"; Substanzen, die für die Ernährung der Blattläuse völlig unwichtig sein mögen, weisen den Tieren als anlockende oder abstoßende Signalreize den Weg zur adäquaten Futterpflanze. In jüngerer Zeit haben Kennedy und seine Schule aber auch auf die Bedeutung des physiologischen Zustandes der Futterpflanze in seinem jahreszeitlichen Wechsel hingewiesen und seine mitentscheidende Rolle bei der Nahrungswahl der Pflanzenläuse betont (KENNEDY, 1950, 1953, 1958a, b; KENNEDY & BOOTH, 1951; KENNEDY, IBBOTSON & BOOTH, 1950; IBBOTSON & KENNEDY, 1950). Sie stellten nämlich fest, daß die Blätter von *Evonymus*, *Vicia faba* und Beta-Rüben je nach ihrem Alter verschiedenen gute Substrate für *Aphis fabae* und *Myzus persicae* darstellen. Zahlreiche, besonders in der Literatur der "Angewandten Biologie" verstreut zu findende Notizen, denen bislang meist keine grundlegende Bedeutung beigemessen worden war, weisen darauf hin, daß der Einfluß der Physiologie der Pflanze auf die Nahrungswahl bei Blattläusen als weit verbreitet angesehen werden muß.

Aufgrund dieser Erfahrungen kann man vermuten, daß die Nahrungsspezifität vieler Blattläuse in Wirklichkeit keineswegs immer so starr und absolut ist, wie sie zuweilen dargestellt wurde (vgl. hierzu DE FLUITER & VAN DER MEER, 1952, über *Amphorophora rubi-idaei*). Damit verliert sie zwar noch nicht zwangsläufig an Bedeutung für die taxonomische Klassifizierung einer Blattlaus. Welches absolute Gewicht ihr aber für die Aphidensystematik tatsächlich zuerkannt werden

darf, kann erst ermessen werden, wenn die Konstanz der Wirtsspezifität während des Entwicklungszyklus von Tier und Pflanze und in Abhängigkeit von den verschiedenartigsten äußeren und inneren Faktoren geprüft worden ist. Daneben ist es notwendig, durch systematische Zuchtversuche auf Fremdsubstraten und durch künstliche Art- und Rassenbastardierungen bei nahe verwandten Tieren die genetischen Grundlagen der Nahrungsspezifität nachzuweisen.

Als Ausgangspunkt und Grundlage für solche Untersuchungen, die gleichzeitig einen gewissen Einblick in die Mechanik der Nahrungswahl und das Wesen der Wirtsspezialisierung versprechen, diene die Bestimmung der Wirtsspektren eines der erwähnten schwer zu differenzierenden Blattlausformenkreise. Aus der Gattung *Dactynotus* Raf. standen hierzu in *D. jaceae* s.lat. und *D. cichorii* s.lat. zwei in sich uneinheitliche Großarten zur Verfügung, deren genauere Aufgliederung noch ungeklärt war und die auch geeignetes Material für Kreuzungsversuche bieten konnten.

Für die Anregung zu dieser Arbeit, sein stetes Interesse und die hilfreiche Unterstützung sei meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. W. Jacobs, von Herzen gedankt, desgleichen auch den Herren Professoren Dr. K.v.Frisch und Dr. H. Autrum, in deren Institut die Versuche durchgeführt werden konnten. Besonderen Dank schulde ich Herrn D. Hille Ris Lambers, Bennekom/Holland, der mit nicht nur seine umfangreiche Blattlaussammlung und Bibliothek zur Verfügung stellte, sondern auch durch Rat und wertvolle Hinweise die vorliegenden Untersuchungen sehr förderte. Ebenso bin ich Herrn Prof. F.P. Müller, Rostock, verpflichtet, sowie den Herren Prof. Dr. Merxmüller und Dr. Friedrich vom Botanischen Institut der Universität München für das Bestimmen der weniger bekannten Pflanzenarten. Zwei Studienfahrten nach Holland und Niederösterreich wurden von der Deutschen Forschungsgemeinschaft finanziell unterstützt.

II. Allgemeine Biologie und taxonomische Gliederung der Gattung *Dactynotus*, Raf.

Die Blattlausgattung *Dactynotus* Rafinesque, 1818, ist nahezu kosmopolitisch verbreitet, findet ihre Hauptentfaltung aber in den gemäßigten Klimaten. Die in Mitteleuropa heimischen Vertreter der Gattung gehören wegen ihrer Größe und der rotbraunen bis schwarzen Färbung zu den auffallendsten Blattläusen unserer Fauna. Sämtliche bisher beschriebenen *Dactynotus*-Arten sind nichtmigrierend und können als mehr oder weniger monophag oder doch oligophag angesehen werden. Sie leben, mit Ausnahme weniger amerikanischer Species, nur an Pflanzen der Familien Compositae (incl. Ambrosiinae) und Campanulaceae, die nach HEGI's "Flora von Mitteleuropa" (1906 - 1931) der gleichen Reihe der Campanulatae (= Synandreae) angehören.

Der Jahreszyklus beginnt im Frühjahr mit dem Ausschlüpfen der Fundatrix-Junglarven aus dem überwinterten Ei. Nach einer Reihe parthenogenetischer Generationen, wobei zwischenzeitlich auftretende alate Virgines für die lokale Ausbreitung der Populationen verantwortlich sind, schließt er mit dem Erscheinen von Sexualtieren im Herbst: geflügelten oder ungeflügelten Männchen und stets flügellosen Weibchen, die nach der Kopulation die Wintereier ablegen.

Die in der heutigen Gattung *Dactynotus* erfaßten Aphidenarten lassen sich nach der Farbe der Cauda in zwei Gruppen einteilen. HILLE RIS LAMBERS (1939) zählte in seiner auf umfangreiche Forschungen gestützten Gattungsmonographie die Arten mit heller, gelblichweißer Cauda in die Untergattung *Dactynotus* s.str., alle schwarzschwänzigen Formen dagegen in die Untergattung *Uromelan* Mordv., 1914. Er betonte dabei bereits, daß jede der beiden Subgenera neben einzelnen leicht isolierbaren Species ganze Artengruppen enthält, deren Glieder sich morphologisch und biologisch näherstehen. So unterschied er die "natürliche Verwandtschaftsgruppe" um *D.(D.) cichorii* s.lat., die in der Hauptsache auf ligulifloren Compositen lebt, und die Gruppe *D.(U.) jaceae* s.lat. auf Centaureen und diversen Disteln.

BÖRNER nahm 1952 in "Europae Centralis Aphides", der bis heute modernsten Zusammenstellung der mitteleuropäischen Blattläuse, eine weitere Aufgliederung der beiden Untergattungen vor (S. 169 ff.); ihre Artenzahl hatte sich inzwischen um fast die Hälfte erhöht, nicht zuletzt auch dadurch, daß BÖRNER den Artbegriff enger gefaßt und manche Subspecies von HILLE RIS LAMBERS als eigene Art dargestellt hat.

Die folgende Artenzusammenstellung zeigt - als Auszug aus BÖRNER's Katalog - jene von HILLE RIS LAMBERS zur D. cichorii- bzw. zur U. jaceae-Gruppe gezählten Aphidenarten mit ihren Futterpflanzen (vom Verf. ergänzt. Pflanzennomenklatur nach HEGI, 1906 - 1931, Einteilung in Tribi nach HOFFMANN, in ENGLER & PRANTL, 1897):

Genus *D a c t y n o t u s* Raf., 1818.

I. Subgenus *Dactynotus* s.str.

A. Sectio *Pharalis* (Le.) Risso, 1826. (Katalognr. 647 - 655)

- | | |
|---|--|
| 650. D.(D.) <i>inulicola</i> HRL., 1939 | <i>Inula</i> spec. (Inuleae) |
| 654. D.(D.) <i>pilosellae</i> CB., 1933 | <i>Hieracium pilosella</i>
(Cichorieae) |
| 655. D.(D.) <i>chondrillae</i> (Nevs., 1929)
(= <i>margerithae</i> HRL., 1950) | <i>Chondrilla juncea</i>
(Cichorieae) |

B. Sectio *Dactynotus* s.str. (Katalognr. 656 - 662)

- | | |
|--|---|
| 657. D.(D.) <i>obscurus</i> (Koch, 1855) | <i>Hieracium</i> spec. (Cichorieae) |
| 658. D.(D.) <i>hypochoeridis</i> HRL., 1939 | <i>Hypochoeris radicata</i>
(Cichorieae) |
| 661. D.(D.) <i>cichorii</i> (Koch, 1855)
s.lat. | <i>Cichorium intybus</i> , <i>Leontodon</i>
spec., <i>Crepis</i> spec., <i>Taraxacum</i> ,
<i>Lapsana</i> ,
<i>Carduus</i> u. <i>Picris</i> (sec. HRL,
1939); <i>Hypochoeris ramosa</i>
(sec. BÖRNER & FRANZ, 1956)
(Cichorieae + Cynareae) |
| 662. D.(D.) <i>picridis</i> (F., 1775) | <i>Picris hieracioides</i> ; <i>P. pyrenaicus</i>
(sec. Remaudière, 1951)
(Cichorieae) |

II. Subgenus *Uromelan* Mordv., 1914

1. Gruppe: *Uromelan* s.str. (Katalognr. 663 - 675)

- | | |
|---|---|
| 663. D.(U.) <i>minor</i> CB., 1940 | <i>Serratula tinctoria</i> , <i>Chrysanthemum corymbosum</i>
(Cynareae + Anthemideae) |
| 664. D.(U.) <i>jaceae</i> (L., 1758) s.lat. | <i>Centaurea</i> spec. (Cynareae) |
| 665. D.(U.) <i>aeneus</i> HRL., 1939 | <i>Carduus</i> spec., selten <i>Cirsium</i>
spec. (Cynareae) |
| 666. D.(U.) <i>macrosiphon</i> HRL., 1939 | <i>Carduus</i> spec., <i>Cirsium erisithales</i> ,
<i>Carlina vulgaris</i>
(Cynareae) |
| Hierher auch:
D.(U.) <i>montanivorus</i> Mosb., 1959 | <i>Centaurea montana</i> (Cynareae) |

2. Gruppe: *Asterobium* HRL., 1938 (Katalognr. 676 - 679).

Die BÖRNER'sche Gliederung teilt also die von HILLE RIS LAMBERS als näher verwandt angesehene Cichorii-Gruppe auf zwei verschiedene

Sektionen auf. Die größte Abweichung von der (recht vorsichtig formulierten) Auffassung HILLE RIS LAMBERS's zeigt BÖRNER jedoch in der Darstellung der beiden komplexen Großarten *D.(D.) cichorii* s.lat. und *D.(U.) jaceae* s.lat. selbst. Aber auch BÖRNER sah hier seine Klassifizierung noch nicht als unbedingt definitiv an; denn er betonte die Notwendigkeit weiterer Untersuchungen über die Taxonomie und Biologie der einzelnen Formen.

III. Zuchthaltung und Pflanzenmaterial.

Für die Aufgliederung morphologisch uniformer Blattlaus-Artenkomplexe ist ein genaues Erfassen der Wirtskreise der zu trennenden Aphidenarten oder -rassen Vorbedingung. Es sind also neben Freilandbeobachtungen systematische Wirtswahl- und Übertragungsversuche der Tiere auf in Frage kommende Pflanzen notwendig; für diese Tests haben Dauerzuchten aller Einzelformen des Artenkreises ein stets homogenes Tiermaterial zu liefern.

Zum Aufbau der Zuchten diente in den meisten Fällen je eine einzige Mutterlaus. Die parthenogenetisch erzeugten, diploiden Nachkommen einer Virgo bilden als Klon eine genetische Einheit. Da das Muttertier in seinen Erbanlagen aber als heterozygot betrachtet werden muß, geht diese Einheitlichkeit mit der bisexualen Fortpflanzung der Sexuales im Herbst verloren. Die Fundatrices werden also selbst als Nachkommen der gleichen Eltern genotypisch voneinander abweichen. Ein neu herangezuchteter Klon wäre in seinem Genotypus mit dem des Vorjahres höchstwahrscheinlich nicht identisch. Daher wurde die Weiterzucht im Frühjahr mit mehreren Fundatrices wieder aufgenommen, schon um auch die genetische Variabilität der Tiere besser zu erfassen. - Gelegentlich lieferte auch von vornherein eine ganze einheitlich erscheinende Freilandpopulation die in den Versuchen dann als "Wildstämme" bezeichneten Dauerkulturen.

Als Substratpflanze für die Stammzucht fand jeweils jene Pflanzenart Verwendung, auf der die Muttervirgo in der Natur gefunden worden war. Für die Zucht haben sich eingetopfte Pflanzen bewährt in Käfigen (Größe 50 x 30 x 30 cm) nach dem Modell von F.P.MÜLLER (1954) mit teils verglasten, teils mit luftdurchlässiger Baumwollgaze bespannten Seitenwänden. Zur besseren Raumnutzung sind die Töpfe z.T. auch in die Bodenplatte eingesenkt (Abb. 1 a - c). Schaumgummistreifen zum Ab-

dichten von Tür und Topfeinsatz verhindern das Zuwandern von Fremdläusen oder Blattlausfeinden. Die Kästen sind im Freien aufgestellt, im Schatten von Bäumen gegen allzustarkes, direktes Sonnenlicht geschützt. Sämtliche für die Stammzuchten verwendeten Pflanzen wurden vorher genauestens auf Läusefreiheit untersucht und standen zu diesem Zweck für mehrere Tage bis Wochen im Gewächshaus oder in noch unbesetzten Zuchtkäfigen im Freien unter Kontrolle. Eine Verunreinigung der Kulturen durch fremde *Dactynotus*-Arten konnte so sicher ausgeschlossen werden. -- Für Blattlauskulturen auf sehr hochwüchsigen Wirten, wie z.B. einigen *Centaurea*- und besonders *Carduus*-Arten, erwiesen sich Zylinder aus 1 mm starkem, glasartig durchsichtigem Cellophan und Baumwollgaze, in welche die Gipfeltriebe von in Beeten frei wachsenden Pflanzen eingebunden werden konnten, als sehr praktisch (Abb. 2).

Die für die Dauerzuchten und Versuche verwendeten Pflanzen stammen, wenn nicht anders vermerkt, aus dem oberbayerischen Raum. Sie wurden im allgemeinen aus ihren Biotopen in den Garten des Zoologischen Institutes der Universität München übertragen und dort kultiviert. Nur wenn sämtliche für eine Versuchsserie benötigten Pflanzenarten in natürlicher Assoziation auftraten, konnten auch einzelne Versuche direkt am ursprünglichen Standort der Pflanzen durchgeführt werden, deren Ergebnisse aber nur Kontrollwerte darstellen sollen.

IV. Die Wirtsspektren der *Dactynotus jaceae*- und *cichorii*-Gruppe.

A. Methodik der Wirtsspektrenbestimmung.

1. Allgemeine Prinzipien.

Die Versuchsmethoden zur Wirtsspektrenbestimmung haben die Aufgabe, die biologischen Beziehungen zwischen Pflanze und Blattlaus zu erleuchten, ohne gleich eine genaue Analyse der Reizwirkungen und Reizreaktionen zwischen Pflanze und Tier geben zu müssen. Für die Blattlaus bildet die Pflanze als Ganzes im Zusammenspiel aller ihrer Organe das spezifische Nahrungssubstrat; daher sollte der Taxonom stets nur die vollkommene, intakte Pflanze als Wirtseinheit testen. Versuche mit abgeschnittenen Pflanzenteilen, wie sie vielfach angestellt wurden, besitzen keinen exakten Aussagewert. Die Ergebnisse werden möglicherweise schon beeinträchtigt durch eine rein physikali-

sche Störung der Nahrungsaufnahme der Laus, die nach MITTLER (1954, 1957) oft so entscheidend durch den Binnendruck der Pflanze beim Saugakt unterstützt wird, daß man geradezu von "passivem" Saugen sprechen kann. Noch wesentlicher aber erscheinen die durch einen solchen Eingriff ausgelösten chemisch-physiologischen Veränderungen in der Pflanze. Ein abgeschnittener Trieb unterliegt einem raschen Alterungsprozeß, wobei die Zusammensetzung des Phloemsaftes sich grundlegend wandelt. Versuche von ARENZ (1951) und besonders von H.J.MULLER (1958 b) ergaben z.B. eine beträchtliche Erhöhung der Reproduktionsrate auf isolierten Blättern der Futterpflanze und zeigten bei verschiedenen Wirtsrassen eine Abschwächung der bei den intakten Pflanzen recht deutlichen Resistenzunterschiede.

Die Arbeiten von KENNEDY & BOOTH (1951, 1954) mit *Aphis fabae* und *Myzus persicae* machten offenbar, daß der relative Einfluß von Pflanzen-Art und Pflanzen-Alter auf die Wirtswahl der Tiere variiert und zwar sowohl beim Vergleich verschiedener Morphen der gleichen Aphidenart wie auch zwischen gleichen Morphen verschiedener Arten. Es ist daher für die Bestimmung der Wirtsspektren der zu trennenden Blattlausarten von entscheidender Bedeutung, das für die Tests gebrauchte Tier- und Pflanzenmaterial so weit wie möglich zu standardisieren.

Wesentlich bei Vergleichstesten zweier Aphidenarten ist also die Verwendung von stets der gleichen saisonalen Form auf beiden Seiten, von Tieren gleichen Alters, unter gleichen Bedingungen aufgewachsen. Die Zucht verschiedener Species erfolgt allerdings auf verschiedenen Mutterpflanzen, ein Umstand, der aber den natürlichen Gegebenheiten entspricht und als artspezifisches Charakteristikum zu betrachten ist.

Die Standardisierung einer Pflanzenart verlangt theoretisch Individuen, die in ihrem Genotypus und Phänotypus einander völlig gleichen. Diese Forderung ist in der Praxis kaum zu erfüllen. Die Heranzucht genetisch einheitlicher Wirtslinien war in unserem Falle nur bei Pflanzen mit vegetativer Vermehrung, etwa durch Ausläuferbildung (einige Hieracien) möglich. Sonst wurde wenigstens eine Annäherung an die geforderte Bedingung der genetischen Identität erstrebt durch Entnahme der Pflanzen einer Art aus kleinen, geschlossenen Verbreitungsarealen und durch gesteuertes Weitervermehrten einzelner Individuen. Die Kultur in kleinen Parzellen auf normaler, homogen erscheinender Gartenerde dürfte wohl den u.a. von EVANS (1938) und BARKER & TAUBER (1951 a, b, 1954) beobachteten indirekten Einfluß stark differierender edaphischer Faktoren auf die Physiologie und das Verhalten

der Läuse zur Genüge ausschließen. Wichtig ist auch eine gleichmäßige Bewässerung (besonders bei Topfpflanzen), weil Wasserentzug der Wirtspflanze wesentliche Änderungen in der Reaktion der Aphiden mit sich bringen kann (LAMB, 1955; KENNEDY, LAMB & BOOTH, 1958; KENNEDY & BOOTH, 1959). Im übrigen hat eine erhöhte Anzahl von Versuchen für die statistische Auswertbarkeit der Ergebnisse zu sorgen.

Eine nahezu ideale Lösung stellt die Entwicklung einer Untersuchungsmethode dar, die gemeinsame Tests über Verhalten und Reproduktion aller zu trennenden Blattlauslinien zur gleichen Zeit an einunddemselben Pflanzenindividuum durchzuführen erlaubt. Der bekannte Einfluß meteorologischer Faktoren auf Verhalten und Populationsentwicklung der Aphiden (s. SMITH, 1937; BROADBENT, 1949 a, 1950; MÜLLER & UNGER, 1951 - 1953; usw.) zwingt ohnehin auch bei jeder anderen Testanordnung zum Durchführen simultaner Versuchsserien mit möglichst allen zu vergleichenden Aphidenstämmen.

2. Versuchsmethoden.

Die zur Untersuchung der Nahrungsspezifität der Aphiden üblichen Versuchsmethoden lassen sich generell in zwei Gruppen einteilen:

1. Wirtswahlversuche (preference-tests), die dem Tier eine aktive, freie Wahl zwischen mehreren gleichzeitig angebotenen Pflanzenarten gestatten, und
2. Übertragungsversuche (hosttransference-tests, fecundity-tests), d.h. Übertragung der Tiere auf eine einzige Testpflanze und Kontrolle von Lebensfähigkeit, Vermehrungsrate, Entwicklungsdauer usw. auf diesem Substrat (nach PAINTER = "antibiosis-tests", weil sie den Widerstand der Pflanze gegen die Aggression der Parasiten manifestieren).

Ad 1. Die großzügigste Anwendung der Preference-Methode, die den natürlichen Verhältnissen am nächsten kommt, zeigt die Schule PAINTER's mit der Zucht großer Populationen einer einzigen Aphidenart im Gewächshaus über längere Zeitperioden; den frei fliegenden Alaten wird die Auswahl unter den im Raum zerstreut aufgestellten Testpflanzen zur Bildung neuer Kolonien überlassen (DAHMS & PAINTER, 1940, CARTIER & PAINTER, 1956). Im Prinzip ist unsere eigene Versuchsanordnung die gleiche: Um eine blattlausinfizierte Spenderpflanze (dem jeweiligen Hauptwirt) sind im Zuchtkäfig eine Anzahl getopfter Testpflanzen gruppiert (Abb. 3; ähnlich auch JONES, 1942 a,b). Die große Beweglichkeit

der langbeinigen Dactynotus-Arten gestattet hier aber auch den Apteren und Larven, das ihnen zuzugangende Substrat aufzusuchen; Lokomotionen von Pflanze zu Pflanze werden mit fortschreitender Versuchsdauer durch das Ineinanderwachsen der einzelnen Wirtsarten weiter erleichtert.

Jede Pflanzenart ist im Versuch meist in zwei oder mehr Individuen vertreten und zwar so, daß in etwa Oberflächengleichheit zwischen den einzelnen Testarten besteht. Zeigt sich während des Tests eine Pflanze vorzeitig ungewöhnlich schwach, so wird sie durch ein kräftigeres Individuum der gleichen Art ersetzt. Recht großwüchsige Pflanzen können unter den beschränkten räumlichen Verhältnissen allerdings kaum in optimaler Kondition gehalten werden. Aus diesem Grunde mußte im Wirtswahlversuch z.B. auf den Test von Carduus acanthoides, dem über meterhohen Hauptwirt von D. aeneus, verzichtet werden.

Der Start eines Versuchs erfolgt durch Infektion jeder Pflanzenart mit einem gleichen Anteil von Imagines. Der ersten genauen Erfassung der Blattlauszahlen (Erwachsene + Larven) pro Wirtsart drei Tage nach Versuchsbeginn folgen weitere in 3 - 5-tägigem Rhythmus. Tägliche oberflächliche Kontrollen lassen ungewöhnliche Populationsverschiebungen schon in ihrem Ansatz erkennen, sodaß diese dann in ihrem Verlauf genau verfolgt werden können.

Die Zucht eines Blattlausstammes während der ganzen Saison auf einer bestimmten Pflanzenkombination gibt also zunächst Aufschluß über die Lebensgewohnheiten der Tiere. Vor allem aber zeigt sie jede Veränderung in der Reaktion gegenüber den Testsubstraten auf, denen sie während des ganzen natürlichen Ablaufs der Vegetationsperiode der Pflanze und ihres eigenen Entwicklungszyklus unter den üblichen Schwankungen der Umweltseinflüsse gegenübergestellt sind. Unnatürlich an der Versuchsmethode sind lediglich das Verhindern des Abwanderns geflügelter (und ungeflügelter) Imagines aus der Kolonie und das Fehlen einer Populationsdezimierung durch tierische Räuber und Parasiten. Die Folge davon ist oft ein abnormales Anwachsen der Kolonien in den Zuchtkafigen, was gelegentlich das Entfernen eines Teils der Tiere erforderlich macht.

In geringerem Maßstab, oft nur zur Kontrolle, wurden auch Alternativ-Wahlversuche durchgeführt zwischen Teilen von nur 2 Wirtsarten, gemeinsam dargeboten in einem sog. "Fecundity-Zylinder" (vgl. Abb. 4). Solche Tests erstrecken sich nur über kürzere Zeiträume, jedoch mit täglich mehrmaliger Kontrolle. Sie gleichen im Prinzip KENNEDY's Prä-

ferenzversuchen mit "double leaf cages" (KENNEDY & BOOTH, 1950). Alternativ-Wahlversuche sind besonders da aufschlußreich, wo die Affinität der Blattlaus zu einer der beiden Testpflanzen nicht allzu stark überwiegt; sie erfordern hier aber eine entsprechend größere Zahl von Versuchsansätzen.

Ad 2. Der Fecundity-Test bietet den Vorteil der besseren Auswertbarkeit nach gleichzeitig den verschiedensten Richtungen. Die bevorzugte Versuchsanordnung ist sehr einfach (Abb. 4): Ein Zylinder von 4 - 6 cm Durchmesser und 15 - 20 cm Höhe aus kräftigem, durchsichtigem Zelluloid, der ein müheloses Beobachten ohne Störung der eingesetzten Tiere erlaubt, umschließt Teile von im Gartenbeet wachsenden Pflanzen; durch einen Eisendraht wird er elastisch in seiner Stellung gehalten. Für ausreichende Luftzirkulation sorgen die durch einen Gummiring fixierte, leicht abnehmbare Abdeckung aus Baumwollgaze und der angeklebte Boden aus dem gleichen Material, mit einer einfachen Drahtschlinge gegen den Stengel des in den Zylinder ragenden Pflanzentriebes abgedichtet. Dieser Fecundity-Zylinder macht simultane Tests mehrerer Aphidenarten am gleichen Wirt möglich und erfüllt doch gleichzeitig die Forderung nach der gesamten Pflanze als Wirtseinheit mehr als die kleinen "single leaf - reproduction cages" von KENNEDY & BOOTH (1950).

Beim Test von (getopften) Rosettenpflanzen mußten größere Zelluloid-Zylinder (mit Gazeabdeckung und basalen Fenstern) verwendet werden, die die ganze Jungpflanze überdecken (Abb. 5, ähnlich JACOB, 1949). Als ihr besonderer Nachteil ist der Verlust der Daten über die Larvenmortalität zu werten, da die genaue Zahl der gestorbenen Junglarven trotz einer Deckschicht von feinem, weißem Quarzsand über der normalen Topferde nicht festzustellen ist. Dieses Manko konnte später der Gebrauch von kleinen Zylindern aus klarem, saugfähigem "Einmach-Cellophan" für ganz junge Pflanzentriebe beseitigen. Abb. 6 zeigt den beiderseitigen Verschuß dieser Zylinder mit Wattepfropfen und Drahtschlinge, läßt aber die feine Perforation des Cellophans durch Nadelstiche kaum erkennen (ähnlich DAHMS & PAINTER, 1940, und HOWITT & PAINTER, 1956). - Der Anwendungsbereich und die genaue Handhabung der verschiedenen Methoden sei bei den Versuchen mit *D. jaceae henrichi* erläutert.

Der Fecundity-Test bringt für die Tiere völlig unbiologische Verhältnisse. Die Laus wird gezwungen, an einem dargebotenen Substrat zu saugen oder zugrunde zu gehen; sie ist also an eine Pflanze gebun-

den, die sie normalerweise vielleicht nach wenigen Proben verlassen würde auf der Suche nach einem besser geeigneten Wirt. Es muß daher mit aller Deutlichkeit hervorgehoben werden, daß die Ergebnisse aller Fecundity-Teste keinen absoluten Maßstab für das tatsächliche Verhalten der Tiere darstellen können, sondern lediglich deren ökologische Valenz widerspiegeln. So können daher in den Versuchen auch Pflanzen zu einem gewissen Grade als Substrat anerkannt werden, auf denen man in der Natur in Wirklichkeit stets vergeblich nach dieser Blattlausspecies suchen wird.

B. Die *Dactynotus* (U.) *jaceae* - Gruppe.

Bei ihrer Erstbeschreibung, 1939, ordnete HILLE RIS LAMBERS die beiden Distelläuse *D. aeneus* und *D. macrosiphon* (s. die Artenaufstellung S. 5) als Subspecies zusammen mit den schwarzschwänzigen Centaurea-Läusen einer gemeinsamen Art, *D. jaceae* (L.) s.lat., zu. Diese Tatsache zeigt am deutlichsten die nahe Verwandtschaft dieser Aphiden. Der gleichen Gruppe steht aber auch noch *D. minor* von *Serratula tinctoria* (und *Chrysanthemum* ?) recht nahe, sowie die im Laufe der vorliegenden Untersuchungen gefundene *D. montanivorus* von *Centaurea montana* (MOSBACHER, 1959).

BÖRNER (1952) faßt unter *D. jaceae* s.lat. nur die zu seiner Zeit von der Pflanzengattung *Centaurea* bekannten Uromelan-Läuse zusammen. Dabei unterscheidet er:

- | | |
|---|--|
| 1. <i>D. jaceae</i> s.str. (L.) | an <i>C. jacea</i> , <i>phrygia</i> und <i>cyanus</i> ; |
| 2. <i>D. jaceae</i> ssp. <i>henrichi</i> CB | an <i>C. scabiosa</i> ; |
| 3. <i>D. jaceae</i> ssp. <i>reticulatus</i> HRL | an <i>C. maculosa</i> ssp. <i>rhenana</i> (= <u><i>C. rhenana</i></u> Bor.). |

1. *Dactynotus* (U.) *jaceae* ssp. *henrichi* CB, 1950.

Erst im Jahre 1950 wurde *D. jaceae henrichi* wegen des negativen Erfolgs von Übertragungsversuchen auf *Centaurea jacea* von der auf dieser Pflanze lebenden Nominatform, *D. jaceae* s.str., als Unterart abgetrennt. Diese Tatsache macht die auch heute noch vielfach ungenügende experimentelle Fundierung der Aphidensystematik deutlich. *D. jaceae henrichi* ist nämlich ein in Mitteleuropa weit verbreitetes Tier (BÖRNER, 1952; BÖRNER & FRANZ, 1956; OSSIANNILSSON, 1959; OLE HEIE, 1960). Es fehlt allerdings in REMAUDIERE's (1951) Aufstellung

der französischen Aphidenfauna und wurde auch in den Niederlanden und England noch nicht gefunden (sc. HILLE RIS LAMBERS in lit.). In Süddeutschland, besonders auch in Oberbayern, zählt *D.j.henrichi* zu den häufigsten Uromelan-Arten, sowohl des Alpenvorlandes als auch der Gebirgstäler, wo sie mit der Futterpflanze bis etwa 1600 m NN emporsteigt.

Für die Versuche standen zwei Populationen in Zucht: Stamm S_1 aus Forst / Rheinpfalz und Stamm S_2 von München, beide ex *C. scabiosa*.

a) Wirtswahlversuch bei Mehrpflanzenangebot.

Mit *D. j. henrichi* wurden insgesamt 7 Wirtswahlversuche durchgeführt und zwar 1956 Test 1 - 4 und 1957 Test 5 - 7, Test 1 - 2 mit Stamm S_1 , die andern mit Stamm S_2 . Im einzelnen standen folgende Pflanzen der Gattung *Centaurea* zur Wahl:

1. u. 5.: *C. scabiosa*, *jacea* (ssp. *jacea* + *angustifolia*), *montana*, *cyanus*;
2. u. 6.: *C. scabiosa*, *jacea* (ssp. *jacea* + *angustifolia*), *montana*, *rhenana*;
3. : *C. scabiosa*, *jacea* (ssp. *jacea* + *angustifolia*), *cyanus*, *rhenana*;
4. u. 7.: *C. scabiosa*, *montana*, *cyanus*, *rhenana*.

Versuchsstart: 13. 5. 56 bzw. 14. 5. 57 mit je 5 apteren *Virgines* der 1. ("fundatrigenen") Generation (= V_1) pro Pflanzenart eines Versuchs.

Die Ergebnisse aller dieser Versuche stimmen so weitgehend überein, daß sie in Abb. 7 zusammengefaßt werden können. Die Besiedlungsstärke jeder Testpflanze eines Einzelversuchs wird hierzu in Prozenten der Befallsstärke des Hauptwirtes *Cent. scabiosa* (= 100%) ausgedrückt. In jeder Gruppe von Säulendiagrammen der Abb. 7 sind die Kontrollwerte von je 20 Tagen aus allen 7 Einzelversuchen in ihrer relativen Größe gemittelt. Die gewählte Spanne entspricht ungefähr jener Zeitdauer, für die eine vivipare Blattlausgeneration das Bild der Kolonie und die Populationsverteilung zu prägen vermag. Selbstverständlich verwischt sich die Generationenfolge wegen der langen Reproduktionszeit einer Imago (vgl. Abb. 11) mit fortschreitender Versuchsdauer mehr und mehr. Trotzdem lassen sich in der Regel auch dann noch rhythmisch wiederkehrende Maxima von Imagines feststellen, während in den Zwischenperioden die Larvenstadien vorherrschen. Solche Maxima, deren Ausprägung möglicherweise durch exogene Faktoren mitbestimmt wird, enthalten jedoch sicherlich nicht allein Tiere aus der gleichen Generation. - Das erste Auftreten der morphologisch von den *Virgines* differenzierbaren Sexuales ist genau erkennbar; bereits die

Sexuparae verraten sich bei der Geburt der abweichend gefärbten Männchenlarven.

Die in Tab. 7 unter den Pflanzennamen angegebenen Buchstabensymbole charakterisieren den jeweiligen Entwicklungszustand der Pflanze. Um die Kontinuität mit den in der Forschungsrichtung und Arbeitsmethodik am nächsten verwandten Arbeiten von KENNEDY und seinen Mitarbeitern zu wahren, wurde die von ihnen eingeführte Altersklasseneinteilung für Einzelblätter und deren Abkürzungsformeln übernommen (s. KENNEDY, IBBOTSON & BOOTH, 1950, S. 653 ff.). Ihr Anwendungsbereich ist hier aber auf einen ganzen Sproß oder die gesamte Pflanze ausgedehnt. Es bedeuten:

- YY (very young) = sehr stark wachsende Jungtriebe, Blätter hellgrün;
- Y (young) = mäßig wachsende Triebe, Beginn der Knospenbildung, Blätter mittelgrün;
- YM (young-mature) = Wachstum fast abgeschlossen, Blütenknospen;
- M (mature) = kein Wachstum mehr, Blätter dunkelgrün, reproduktive Sprosse blühend;
- MO (mature-old) = Blüten verblüht, Beginn der Samenreife, seneszenten Vergilbung höchstens angedeutet;
- O (old) = Sproßspitze und apikale Blätter vergilbend, Samenreifung und -ausstreuerung.

Bei perennierenden Pflanzen, z.B. vielen Centaurea- und Leontodon-Arten, auch schon bei monozyklischen Winterannuellen (z.B. *Crepis virens*) tritt für die Überwinterung als besondere Vegetationsform die Rosette auf. Zweijährige (dizyklische) Arten, wie *Cichorium intybus*, überdauern sogar eine ganze Jahresperiode in dieser vegetativen Phase ohne Sproßbildung. Solche Rosetten enthalten fast immer alle Altersstadien von Blättern zur gleichen Zeit, wobei im Frühjahr die jüngeren (YY - YM) überwiegen, im Herbst - eventuell nach Absterben der reproduktiven Triebe - die seneszenten (M - O). Als Symbol für Rosetten sei "R" eingeführt. (Zusammenfassende Erklärung der verwendeten Abkürzungen und Symbole s.S.III).

Erschwerend für die Interpretation der Blattlausverteilung im Wirtswahlversuch und ihrer Veränderung in der Zeit ist die Tatsache, daß diese Verteilung Ergebnis des Zusammenwirkens mehrerer Faktoren sein kann. Als modifizierende Momente können die klimatischen Außenbedingungen in Betracht gezogen werden, aber auch die Stärke der Kolonie (die die Tiere zum Abwandern vom überbesetzten, optimalen Wirt zwingen kann), die saisonbedingte Zusammensetzung der Population aus verschiedenen Morphen und nicht zuletzt Veränderungen in der Suszeptibilität der Pflanzen im Ablauf ihrer Entwicklungsperiode.

In Abb. 7 ist während der gesamten Jahresperiode die generelle Bevorzugung von *Centaurea scabiosa* gegenüber allen andern Pflanzen recht deutlich ausgeprägt. Der große Unterschied in der Affinität der Läuse zu ihrem Hauptwirt und zu den Testpflanzen wird besonders beim Vergleich von Y-M-Stadien der Pflanzen deutlich; er bleibt während der ganzen Saison recht konstant. Erst mit dem Auftreten der Sexualen, die z.T. auch an Y- und M-Trieben und Blättern saugend anzutreffen sind, scheint sich dieser Unterschied ein wenig zu verwischen. Unterstützt wird diese Tendenz allerdings dadurch, daß die nichtspezifischen Pflanzen gegen Ende ihrer Vegetationsperiode mehr und mehr ein offenbar physiologisch günstigeres Befallsstadium erreichen. Der Zusammenhang zwischen dem Eintritt einer Pflanze in das Seneszenzstadium und der Steigerung ihrer Suszeptibilität wird auch bei der summarischen Darstellung der Versuche noch sehr deutlich. So bleibt die - insgesamt unbedeutende - Besiedlung von *Centaurea montana* ausschließlich auf einzelne absterbende, gelbe Blätter und Sprosse beschränkt. Auffallend ist aber vor allem die große Wirtseignung mittlerer und älterer Stadien von *Centaurea cyanus*. Die erst am 12. 6. mit in die Versuche einbezogenen, noch sehr jungen Pflanzen (sommerannuelle Art!) bleiben zunächst trotz bedeutender Populationsstärke der Parasiten aphidenfrei. Kurz vor dem Öffnen der ersten Blütenknospen schwach besiedelt, führt aber dann eine starke Reproduktion von zugewanderten Imagines zu einem beträchtlichen Befall der alternen Pflanzen. 1957 blieben zwei der getesteten Individuen von *Centaurea cyanus* aber auch in dieser Phase resistent.

Ob im Frühjahr eine Annäherung der Wirtsqualitäten nur vorge-täuscht wird (als Folge der gleichmäßigen Primärverteilung der Imagines beim Versuchsstart) oder aber realiter besteht (günstigere physiologische Konzeption der stark wachsenden Pflanzen oder weniger strenge Monophagie der ersten Blattlausgenerationen), kann vorerst nicht sicher entschieden werden.

Gerade beim Zuwandern der Imagines auf *Centaurea cyanus* bei deren Eintritt in das befallsgünstige Seneszenzstadium zeigte sich zu einem gewissen Grade ein soziales, zur Herdenbildung führendes Verhalten, wie es bereits von *Periphyllus aceris* (HILLE RIS LAMBERS, 1947), *Myzus persicae* (BROADBENT, 1949 b) und *Aphis fabae* (IBBOTSON & KENNEDY, 1951) beschrieben wurde: Die nach neuen Futterpflanzen suchenden Tiere setzen sich bevorzugt in der Nähe schon angesiedelter Läuse zur Koloniebildung fest. Dies kann, falls die Populations-

größe im Versuchskäfig nicht zu hoch ist, zu einer Blattlauskonzentration an einzelnen Stellen führen, während unmittelbar benachbarte, ernährungsphysiologisch gleichwertige Triebe derselben oder einer andern Pflanze blattlausfrei bleiben. Allem Anschein nach führt (wie bei *Aphis fabae*) vermehrtes und längeres Proben des Substrates in der Nähe saugender Tiere zu solchen Assoziationen. Primär ausgelöst wird die Bildung einer Kolonie jedoch in jedem Falle allein durch aktive Auswahl eines günstigen Pflanzenteils. Das soziale Verhalten, das selbstverständlich auch bei der Aggression jedes andern günstigen Wirtes von Bedeutung sein kann, wird die Wirtswahl nur graduell beeinflussen, sie unterstützen und erleichtern.

Die stark vereinfachende Art der Auswertung und Darstellung der Wirtswahlversuche läßt eine genauere Analyse des Massenwechsels und der Populationsbewegungen nicht zu. Wegen der freien Bewegungsmöglichkeit auch der jungen Larvenstadien würde etwa eine Aufgliederung der Blattlausprozentzahlen in "Imagines" und "Larven" exakte Schlüsse über die Fortpflanzungs- und Entwicklungsmöglichkeiten der Tiere doch nicht zulassen. Der "preference-Test" kann im Grunde also nur die eine Komponente des Beziehungsgefüges zwischen Blattlaus und Wirt erleuchten, nämlich Aufsuchen der Pflanze durch die Laus und ihre Akzeption als zusagenden Wirt; die Versuchsergebnisse sind ein Maß für die relative Beliebtheit der Testpflanzen als Saugsubstrat. Auf der andern Seite aber ist die Eigenschaft der akzeptierten Pflanze als mehr oder weniger günstige Nährstoffquelle von ebenso entscheidender Bedeutung für ihre Qualität als Wirtspflanze. Das Parasiten-Wirtsverhältnis wird also von beiden Seiten, vom Tier wie von der Pflanze, gesteuert. Dieser Tatsache trug PAINTER Rechnung, als er bei der Erörterung der Resistenzmechanismen zwischen Präferenz- und antibiotischer Resistenz unterschied (PAINTER et al., 1940; PAINTER, 1941, 1951, 1953, 1958 a,b); DETHIER (1953, 1954) spricht in analoger Weise gar von "aktiver" und "passiver" Wirtswahl. Die antibiotischen Effekte eines Substrates auf die Lebensfähigkeit, das Vermehrungspotential oder die Entwicklungsdauer des Parasiten müssen im Fecundity-Test geprüft werden.

b) Der Fecundity - Test.

Eine Pflanzenart ist dann als Wirt geeignet, wenn sich auf ihr eine Blattlauskolonie aufrechterhalten kann, d.h. wenn erwachsene Tiere in der Lage sind, sich auf ihr zu ernähren und von Generation zu Generation fortzupflanzen. Ein Übertragungsversuch gilt daher erst als erfolgreich abgeschlossen, wenn die Heranzucht fertiler Imagines der folgenden Generation erreicht wurde.

Der Aufbau einer Aphidenkolonie auf einer Pflanze beruht auf vier elementaren Potenzen:

1. Saugen der Imagines auf dem gebotenen Substrat;
2. Lebensmöglichkeit der Tiere mit Hilfe der aufgenommenen Nahrung;
3. Fähigkeit zur Reproduktion;
4. Entwicklungsmöglichkeit der Larven bis zur fertilen Imago.

Diese vier Grundprinzipien liefern auch die vier Kriterien zur Beurteilung der Wirtseignung einer Pflanze im Fecundity-Test, nämlich:

1. die Saugrate der Testimagines,
2. die Vitalität der Imagines,
3. die Fertilität (Reproduktionsrate) und
4. die Vitalität der Junglarven und deren Entwicklungsfähigkeit und -dauer bis zur Imaginalhäutung.

Der Versuchsablauf des Fecundity-Tests läßt sich wie folgt gliedern:

a) Versuchsstart durch Besatz eines vorher genauestens auf Aphidenfreiheit untersuchten Pflanzenteils im Fecundity-Zylinder mit jungen, apteren Virgines (2 - 5 Tage nach der Imaginalhäutung). Die Zahl der Tiere pro Zylinder schwankt mit dem jeweiligen Angebot an brauchbarem Testmaterial in den Stammzuchten zwischen 10 und 25 (- 30).

b) 1. (Haupt-) Kontrollperiode: In den ersten Tagen nach dem Start erfolgen täglich mindestens ein-, meist aber mehrmalige Kontrollen des Zylinders (deren Ergebnisse zu Tagesmitteln zusammengefaßt werden); dabei werden die Zahl der toten und der noch lebenden Imagines protokolliert, sowie die Verteilung der letzteren auf saugende und nicht-saugende Tiere. Hieraus sind Vitalität und Saugrate der Imagines zu errechnen. Gleichzeitig geben Notizen über die geborenen Junglarven und deren Verhalten ein Bild von den Anfängen der Koloniebildung. - Die Länge dieser ersten Beobachtungsperiode bemißt sich nicht nach einer konstanten Zeiteinheit, sondern variiert je nach den herrschenden Temperaturbedingungen, weil insbesondere diese die Entwicklungsgeschwindigkeit der Kolonie regulieren. Sie ~~schließt~~ nach Verstrei-

chen einer Temperatursumme von 2200 - 2500 Stundengraden, d.h. in der Praxis mit dem 5. - 8. Tag nach Versuchsstart ab, bei allen Zylindern einer Versuchsserie gleichzeitig. Zu diesem Zeitpunkt, d.i. etwa beim Tode der letzten Testimago auf einem völlig resistenten Substrat, ist in der Regel ein optimaler Grad der Auseinanderentwicklung auf günstigen und ungünstigen Pflanzen erreicht. - Der Abschluß bringt eine genaue Zählung der lebenden und toten Larven; hieraus resultieren die Daten für die Fertilität der Imagines und die Larvenvitalität. Zugleich werden alle überlebenden Virgines entfernt und auch die auf günstigen Wirten oft sehr hohe Larvenzahl auf ein für die Pflanze erträgliches Maß von ca. 150 (der älteren Larven) reduziert.

c) 2. (Nach-) Kontrollperiode: Die Zeit der Weiterentwicklung der Filialgeneration verlangt nur Inspektionen in größeren Zeitabständen, wobei auf die Häutungsdaten der Larven, die Sterblichkeitsrate bei den höheren Stadien und besonders die Entwicklungsdauer (Datum der ersten Imaginalhäutung) zu achten ist. Der gesamte Versuch ist im allgemeinen mit dem Erscheinen der ersten F_2 -Larven abgeschlossen.

Das Grundprinzip dieser Versuchsmethode liegt darin, den Blattläusen nur eine einzige Pflanze als Substrat anzubieten. Um die Ergebnisse sukzedaner Tests miteinander korrelieren zu können, werden die gefundenen absoluten Einzelresultate relativiert, d.h. jeweils bezogen auf die Ergebnisse gleichzeitig durchgeführter Versuche mit einer festgesetzten, optimalen Bezugspflanze, nämlich dem Hauptwirt des untersuchten Blattlausstammes. In der Praxis haben sich Versuchsserien mit einer ganzen Reihe von Testpflanzen neben dem Hauptwirt bewahrt. Dabei stellen nicht nur die als Bezugsgrößen dienenden absoluten Werte des Hauptwirts (= 100%) stets Mittelwerte von mindestens zwei Versuchszylindern dar, sondern meist ist auch jede andere Pflanzenart in einer Korrelationsreihe mit mehreren Einzeltesten vertreten, schon um Variationen in der Suszeptibilität verschiedener Pflanzenindividuen oder auch verschiedener Entwicklungsstadien des gleichen Exemplares erfassen zu können. (In den Tabellen werden die Einzelwerte einer Pflanzenart pro Versuchsreihe gemittelt wiedergegeben.) Solche Testserien sollten - parallel mit ähnlichen Serien für die andern Aphidenstämme - während der ganzen Saison in regelmäßigen Abständen durchgeführt werden und somit alle apteren, viviparen Generationen einer Laus erfassen (incl. Fundatrices und Sexuparae); sie ergeben dann einen Jahresüberblick über die Wirtsspezifität der flügellosen Virgines, die ja das Bild einer lokalen Kolonie bestimmen.

b 1) Die Saugrate der Imagines.

Nach dem Einbringen in den Fecundity-Testzylinder beginnen die Tiere im Versuchsraum umherzuwandern, setzen sich aber auf einem günstigen Wirt nach einigen Substratproben bald dauerhaft zum Saugen nieder, um hier durch rege Reproduktion in wenigen Tagen eine Kolonie aufzubauen. Bevorzugte Plätze zu dieser primären Ansiedlung sind bei unseren *Dactynotus* oft die apikalen Stengelabschnitte, z.T. auch die Hauptnerven der Blattunterseite, wo die Tiere mit ihren Styletten leicht die Phloemstränge in den Leitbündeln erreichen, ihre ergiebigsten (wenn nicht einzigen) Nahrungsquellen (DAVIDSON, 1923; TATE, 1937; ROBERTS, 1940; MITTLER, 1957). An günstigen Stellen verweilen die Imagines oft viele Tage lang, ohne ihren Rüssel aus dem Substrat zu ziehen. Demgegenüber ist das ruhelose Verhalten der Aphiden auf einem ungünstigen Wirt allgemein bekannt (PAINTER, 1951; B. JOHNSON, 1958). Es liegt also nahe, im Fecundity-Test die Relation "Zeitdauer der Nahrungsaufnahme : Zeit des Nichtsaugens" als Maß für die Akzeptabilität einer Pflanze heranzuziehen.

Beim Gebrauch des Terminus "Saugen" muß daran erinnert werden, daß ins Pflanzengewebe eingesenkte Mundwerkzeuge nicht gleich eine effektive Aufnahme von Nahrung bedeuten. Wir wissen aus anatomischen Untersuchungen (ROBERTS, 1940) und Versuchen mit radioaktivem Phosphor im Pflanzensaft (HENNIG, 1959; BANKS & NIXON, 1959), daß eine Laus durchschnittlich erst ca. 10 Stunden nach dem Einbohren des Rüssels den Phloemsaftstrom erreicht. Als sicheres Zeichen für Nahrungsaufnahme ist dagegen die Exkretion von Honigtau zu werten (SCHÄFER, 1938; BROADBENT, 1951); er wird bei *Dactynotus* als klare, aus dem Anus austretende Flüssigkeitströpfchen mehrere Zentimeter weit an die Wand des Testzylinders geschleudert. Schwankungen in der Exkretmenge und damit auch in der Menge der aufgenommenen Nahrung bei Temperaturänderung (SMITH, 1937; MITTLER, 1958 a; MAXWELL & PAINTER, 1959), bei der Geburt von Larven (AUCLAIR, 1958) oder - bei myrmecophilen Arten - während des Ameisenbesuchs (BANKS & NIXON, 1958; EL-ZIADY & KENNEDY, 1956; EL-ZIADY, 1960) zeigten, daß die Blattlaus auch beim Saugen aus den Siebröhren den Saftstrom durch ihren Rüssel aktiv regulieren kann (vgl. hierzu auch MITTLER, 1954, 1957). In unseren Fecundity-Testen ist also praktisch weder die tatsächliche Saugdauer noch die dabei aufgenommene Nahrungsmenge ohne weiteres bestimmbar. Dennoch kann die unterschiedliche Zeitdauer, die ein Tier mit eingebohrtem Rüssel auf den einzelnen Testpflanzen verbringt,

als differenzierendes Kriterium genügen.

Im Folgenden wird der Terminus "Saugen" gebraucht für jedes mehr als 1 Minute lange Sitzen mit eingebohrten Mundwerkzeugen, ohne daß damit eine Aussage über eine effektive Nahrungsaufnahme des Tieres gemacht werden soll. Die Saugrate spiegelt das Verhältnis der saugenden zu den nichtsaugenden (wandernden oder ruhenden) Imagines wider.

Nicht unter den Begriff "Saugen" fallen die kurzen Substratproben, wie sie für eine Blattlaus auf Nahrungssuche charakteristisch sind (= probe, feeding puncture; s. IBBOTSON & KENNEDY, 1951), deren Wesen und Bedeutung aber noch unklar sind (s. H.J.MÜLLER, 1958 a). Es ist ein kurzes Verweilen der wandernden Laus, wenige Sekunden bis 1 Minute lang, mit senkrecht auf die Blattepidermis aufgesetzter Proboscis und oberflächlich eingebohrten Stechborsten. Solche Proben werden auch auf Fremdunterlagen durchgeführt, z.B. an Blattattrappen aus grünem Papier (B.JOHNSON, 1958) oder gar an der Zelluloidwand der Versuchszylinder.

Abhängigkeit der Saugrate von nichtpflanzlichen Faktoren; Tagesrhythmus der Saugrate:

Die Saugrate muß weitgehend als Funktion der Aktivität der Tiere gesehen werden: Ein weniger agiles Tier wird eine geringere Tendenz zum Umherwandern zeigen und deshalb einen mäßig günstigen Wirt nach dem probenden Einbohren der Stechborsten weniger schnell wieder verlassen, d.h. nicht so kritisch ablehnen wie eine sehr aktive Laus. Änderungen im Aktivitätsspiegel einer Apheridie aufgrund endogener oder exogener Einflüsse können also einen direkten Effekt auf die Saugrate ausüben und somit die Unterschiede zwischen den Vergleichswerten einer Versuchsserie graduell verschieben. Die aktivitätsbeeinflussenden Faktoren wurden bereits eingehend untersucht (BROADBENT, 1949 a, 1950; MÜLLER & UNGER, 1951 a,b, 1952; HAINE, 1954; C.G.JOHNSON, 1951, 1952, 1954; JOHNSON et al., 1957 a), jedoch ausschließlich bei geflügelten Tieren im Hinblick auf deren Sonderstellung für den Massenwechsel einer Population (Arealerweiterung, Migration) und die damit verbundene größere agronomische Bedeutung.

In Abb. 8 sind die Schwankungen der Blattlaussaugaraten für die ersten 34 Stunden einer Versuchsserie mit apteren Virgines von *D. jaceae henrichi* dargestellt. Es zeigt sich eine ausgeprägte Periodizität insofern, als die Tageswerte für die Saugrate bei allen drei (unteroptimalen) Testpflanzen durchweg sehr niedrig liegen, sich aber bei Einbruch der Nacht plötzlich beträchtlich erhöhen, um am näch-

sten Morgen ebenso steil wieder abzufallen.

In Abb. 9, bei *D. aeneus* (ex *Carduus acanthoides*) auf M- bis OM-Sprossen des recht ungünstigen Wirtes *Centaurea jacea angustifolia*, sehen wir grundsätzlich die gleiche Bewegung der Saugratenkurve *s* (dargestellt für die ersten 20 Stunden des Versuchs). Die definitivonsgemäß in absoluter Korrelation verlaufend zu denkende Kurve der nichtsaugenden Tiere (100 - *s*) ist in ihre beiden Komponenten: wandernde und ruhende Tiere zerlegt. Am Abend nimmt der Prozentsatz der laufenden *Imagines* bis zum Nullpunkt ab. Der Aktivitätsabfall äußert sich dabei zuerst bevorzugt in einer größeren Bereitschaft der Läuse zum Saugen; weitere Hemmung der Aktivität führt dann zu einem starken Anwachsen des Anteils der ruhenden Tiere, die nun während der ganzen Nacht bewegungslos auf der Pflanze oder an der Zylinderwand sitzen, um erst am nächsten Morgen ihre Suchwanderungen wiederaufzunehmen. Meist zieht auch ein Teil der zunächst saugenden Tiere nach einiger Zeit den Rüssel wieder aus dem Pflanzengewebe, sodaß das Saugmaximum in der Regel auf die ersten Nachtstunden fällt (vgl. Abb. 8).

Der Vergleich der Kurvenbilder in Abb. 8 und 9 mit den Schwankungen von Temperatur und Beleuchtungsintensität zeigt deutlich den Zusammenhang zwischen Aktivität und Helligkeit. Besonders beim Wiedergang des Wanderns am Morgen genügen bereits geringe Beleuchtungsstärken (ca. 3 Lux; mit Luxmeter gegen den Himmel gemessen), um die Aktivitätssperre zu durchbrechen, während die Temperatur (und die Feuchtigkeit) noch nahezu konstant bleibt (in Abb. 9 von 5.¹⁰ - 6.⁰⁰ Uhr Temperaturanstieg nur 0,2° C!). (Dunkelheit konnte auch bei *Alaten* den Flugstart quantitativ unterbinden.) In Experimenten in der Temperaturkammer konnte die stimulierende Wirkung des Lichtes - nach mehrstündiger vorheriger Dunkelheit - selbst bei fallenden Temperaturen nachgewiesen werden; durch Temperaturanstieg wird sie allerdings optimal verstärkt.

Die Bedeutung der absoluten Höhe der Temperatur für die Aktivität tritt gegenüber der einer Temperaturänderung offensichtlich zurück; dennoch erscheint die Tendenz zum Saugen an wärmeren Tagen grundsätzlich geringer (vgl. Tab. 23). In direkt besonnten Versuchszylindern ist bei Lufttemperaturen über 32° C bisweilen ein Umschlag von extremer Agilität in eine Art Hitzestarre zu beobachten. Die meisten Tiere sammeln sich dann im Blattschatten und bleiben dort bewegungslos sitzen; saugende Tiere rücken bei Überhitzung auf die beschattete "Hinterseite" eines Pflanzenstengels. Die Höhe der Saugra-

te wird dadurch kaum beeinflusst. Eine strenge, temperaturbedingte untere Aktivitätsgrenze, wie sie als Schwellenwert von $15 - 17^{\circ}\text{C}$ für den Flugstart der Alaten genannt wird, spielt bei apteren Virgines in der Praxis keine Rolle. Sexuparae und Sexuales von *Dactynotus* laufen im Spätherbst noch bei $+ 1,5^{\circ}\text{C}$ langsam umher; bei $+ 4^{\circ}\text{C}$ finden schon Kopulationen statt. Die Temperatur stellt also in ihrem für die Saison normalen Schwankungsbereich bei apteren Läusen nur einen die Aktivität graduell beeinflussenden, nicht - wie das Licht - einen begrenzenden Faktor dar. Zwischen Aktivitätshöhe und relativer Luftfeuchtigkeit ließ sich bei unserer Versuchsmethodik keine einfache Korrelation erkennen. Der flughemmende Effekt zu hoher Windgeschwindigkeiten (HAINE, 1954, 1955 a,b) kann als möglicher Faktor in den schützenden Zylindern nicht zur Geltung kommen; der aktivitätsfordernde Einfluß von Luftdruckschwankungen (BROADBENT, 1949 a) wurde nicht untersucht. Endogene Faktoren:

Vergleicht man die Aktivitätshöhen an Daten gleicher Helligkeit am Morgen und Abend, so kann oft eine Verschiebung der Phasenkorrelation festgestellt werden, insbesondere zwischen den Kurven von Helligkeit und Saugrate (Abb. 9). So werden am Abend schon bei Lichtminderung auf etwa 3000 Lux Saugwerte erreicht, die am Morgen trotz tieferer Temperaturen längst wieder unterschritten sind, wenn die Beleuchtungsstärke kaum $1/5$ dieses Wertes erreicht hat. Diese Erscheinung kann mit B. JOHNSON (1954 a,b) als Erniedrigung der Wirtsannahmeschwelle nach mehrstündigem Dauerflug oder -laufen erklärt werden. Eine analoge Begründung finden auch JOHNSON & TAYLOR (1957) und BROADBENT (1949 a; BROADBENT et al., 1950) für die hohe Flugaktivität am Morgen bzw. die geringe Startfreudigkeit alater Imagines nach dem Fluge (vgl. auch MÜLLER & UNGER, 1952).

Die vorstehenden Erörterungen lassen für die Versuchskontrollen eine Forderung als sehr wesentlich erscheinen: Die Zylinderinspektionen müssen in Zeiten gleicher Aktivitätshöhen der Tiere durchgeführt werden, im Sommer also nur zwischen 8 und 16 Uhr, im Frühjahr und Herbst zwischen 9 und 15 Uhr. Trotzdem kann bei nicht synchronen Testserien der unterschiedliche Einfluß klimatischer Außenfaktoren auf die Saugrate nicht ausgeschaltet werden (s. Kap. V, A 1).

Gerade während der für Versuchskontrollen geeigneten Tageszeit lassen die Saugraten in Abb. 8 einen Unterschied in der Affinität der Blattläuse zu den drei einzelnen Testpflanzen keineswegs so deutlich

erkennen, wie man ihn aufgrund des sehr differierenden nächtlichen Standes eigentlich vermuten könnte. Mit fortschreitender Versuchsdauer gelingt jedoch einem je nach der Substratqualität verschieden hohen Anteil der Testimagines der Wechsel auf die neue Pflanze (Abb.10); diese Tiere saugen jetzt oft auch am Tage ununterbrochen (in unserem Versuchsbeispiel etwa ab 23.7.). Daß hierbei dann auch tatsächlich Nahrung aufgenommen wird, was für das anfängliche, relativ kurze Nachtsaugen nicht wahrscheinlich ist, beweist eine wenn auch meist geringe Exkretion von Honigtau. PATHAK & PAINTER (1958) konnten bei *Rhopalosiphum maidis* (Fitch) anhand der Gewichtszunahme der Tiere die Nahrungsaufnahme auch auf resistenten Sorghum-Varietäten direkt nachweisen; sie blieb allerdings hinter der auf günstigeren Wirtsrasen erheblich zurück. Auch in unserem Falle läßt die Geburt einer oft nur kleinen Zahl von Junglarven keinen Zweifel zu, daß auf einer zwar akzeptierten, aber nicht ausgesprochen günstigen Wirtspflanze die Nahrungsaufnahme trotz dauernden "Saugens" unteroptimal bleibt.

Der Übergang auf einen neuen Wirt geschieht letzten Endes immer unter dem Zwang des stärker werdenden Hungers, der eine Abnahme der Aktivität (BROADBENT, 1949 a) und so eine Saugschwellenerniedrigung bewirkt. Dies ist in Abb. 10 an der stetigen Zunahme der absoluten Zahl saugender Läuse während der ersten drei Tage erkennbar. Typisch für hungernde Tiere ist auch eine gesteigerte Frequenz von Probensaugstichen. Die Bereitschaft zur Lokomotion ist allerdings bei sehr jungen Imagines schon prinzipiell höher; das bedeutet: sie sind kritischer in der Nahrungswahl als ältere Läuse, die bereits ihre volle reproduktive Reife erreicht haben. Diese Beobachtung, die von TAYLOR (1959) bestätigt wird, mag an die strenge Trennung einer "Zugphase" mit geringer von einer "Befallsphase" mit großer Tendenz zur Ansiedlung bei den Alaten erinnern (MOERICKE, 1941, 1955). Bei den Apteren aber, als weitgehend sessilen Individuen, kann von einer so tiefgreifenden, altersbedingten Änderung in der gesamten physiologischen Einstellung und Appetenz gegenüber dem Nahrungssubstrat jedoch sicher nicht die Rede sein.

Ergebnisse der Fecundity-Teste und ihre Interpretation:

Die Berechnung der Saugrate erfolgt durch Addition sämtlicher während der ersten Kontrollperiode notierten (mittleren) Tageszahlen der insgesamt jeweils noch lebenden Imagines einerseits und der hier von saugenden andererseits. Die Saugzahlensumme als prozentualer Anteil an der Tagessumme aller Lebenden ergibt die durchschnittliche Saugrate.

Tab. 1 zeigt die Saugrate von *D. jaceae henrichi* (Stamm S₁) für die Bezugspflanze *Centaurea scabiosa* in ihrer absoluten Höhe. Erreicht sie den höchstmöglichen Wert von 100%, so bedeutet dies also, daß während des gesamten Verlaufs des Testes nie ein adultes Tier als "nicht saugend" notiert wurde. Geringere Saugratenwerte müssen nicht zwangsläufig auf einen Abfall in der Wirtsqualität des Hauptwirtes beruhen. Die den Saugzahlen beigefügten Symbole für die Entwicklungsphase der Versuchspflanzen lassen jedenfalls keine Korrelation der Saugratenminderung mit einem bestimmten physiologischen Zustand des Bezugswirtes erkennen. Gehen wir also von der Annahme aus, daß *Centaurea scabiosa* stets einen optimalen Wirt für *D. jaceae henrichi* darstelle, so können die geringen Abweichungen der Saugrate von 100 auch durch den Einfluß endogener oder exogener, aktivitätssteigernder Faktoren, z.B. des Klimas, befriedigend erklärt werden.

Die Qualität einer Testpflanze wird in ihrer relativen Größe zum Hauptwirt gemessen. Der Gebrauch von relativen Vergleichswerten wird allerdings den von Testreihe zu Testreihe oft recht verschieden starken Einfluß von Witterungsfaktoren usw. nur dann vollkommen ausgleichen, wenn das Saugverhalten der Läuse auf Bezugs- und Test-Pflanze stets im gleichen Verhältnis modifiziert wird. Die große Zahl von 100% - Saugraten bei *Centaurea scabiosa* läßt aber eher den Schluß zu, daß geringe Abweichungen von wirklich optimalen Bedingungen noch nicht genügen, die Saugrate auf dem Hauptwirt zu senken, während sie gleichzeitig durchaus in der Lage sein dürften, bei einer unteroptimalen Testpflanze merkliche Unterschiede in der Saugrate hervorzurufen. Dieser Unsicherheitsfaktor macht sich aber, das sei hier vorweggenommen, weniger stark bemerkbar, wenn bei der Berechnung der Vitalität von Imagines oder Larven der Maximalgrenzwert auch von der Bezugspflanze nur selten erreicht wird; er entfällt ganz bei der Reproduktionsrate, deren Werte ohne festgelegte obere Grenze völlig frei variabel sind.

Der (absolute) Saugraten-Jahresdurchschnitt für *Centaurea scabiosa* in Tab. 1 entstand durch einfaches Mitteln aller Ergebnisse der 45 Einzelversuche aus 19 Korrelationsreihen. Die Zusammenfassung der relativen Raten bei den Testpflanzen sollte aber die verschiedene statistische Sicherheit der einzelnen Werte berücksichtigen, die umso höher sein wird, je mehr Einzelversuche zur Bildung der Relation "Bezugswirt:Testwirt" herangezogen werden und je gleichmäßiger diese auf die beiden Seiten des Quotienten verteilt sind. Vor der Bildung

Tab. 1: Saugrate apterer Imagines von *D. jaceae* henrichi CB im Fecundity-Test.
(Abkürzungen und Symbole s.S. III).

Datum	Gene- ration	Abs.Saugr. scab	Relative Saugrate (bezogen auf <i>Centaurea scabiosa</i> = 100 %)						C.ac	Serr	Camp	C.col x p
			j.-ang	j.-jac	phryg	rhen	cyan	mont				
29.4.59	F	100,0 R	84,4 R	61,8 R	-	-	-	-	-	-	-	-
10.5.58	F	98,8 YY	-	33,7 YY	101,2 YY	83,1 YY	-	12,7 YY	82,3 YY	-	-	33,7 YY
12.5.58	F	100,0 YY	94,9 YY	-	-	-	-	-	83,3 YY	-	-	27,0 YY
2.6.58	V1	100,0 YY	67,4 YY	20,8 YY	100,0 Y	33,3 YY	70,0 YY	-	9,1 YY	28,6 YY	-	25,0 YY
6.6.57	V2	92,2 YY	27,4 YY	-	-	-	38,8 YY	24,5 YM	8,4 Y	-	-	22,3 Y
18.6.58	V2	100,0 Y	35,0 YY	29,1 Y	94,8 YM	10,0 Y	-	-	-	29,7 YY	-	-
25.6.58	V3	99,1 YY	-	-	-	-	-	-	79,2 Y	-	-	-
8.7.58	V3	99,2 YY	38,8 Y	33,6 Y	-	22,7 Y	50,4 YY	-	24,4 YM	9,0 YY	-	85,6 OM
19.7.58	V4	100,0 Y	49,3 YY	50,0 YY	-	-	-	29,3 M	74,4 M	-	-	-
30.7.58	V5	100,0 YM	33,8 YY	-	-	-	-	-	100,0 OM	-	-	-
3.8.57	V5	100,0 Y	56,9 YM	-	-	20,6 YM	32,6 M	52,4 O	46,0 M	30,8 O	16,7 M	-
6.8.59	V6	98,7 YM	52,7 YM	38,5 M	-	-	-	32,8 M	-	-	-	-
8.8.58	V5	95,7 M	64,5 M	51,3 YY	-	-	33,5 Y	-	-	-	-	-
10.8.57	V5	100,0 O	41,9 YY	-	41,9 O	28,2 M	25,0 OM	36,2 YM	-	-	-	83,3 M
28.8.57	Sp + V6	100,0 M	71,7 M	45,8 Y	-	-	-	-	84,0 M	78,7 O	-	-
31.8.59	Sp + V7	98,1 OM	-	57,7 O	-	63,0 OM	-	53,2 O	-	85,4 O	-	-
1.9.58	Sp	100,0 M	63,1 M	48,5 YY	-	41,1 OM	-	-	78,2 O	-	24,0 OM	-
11.9.58	Sp	100,0 YM	95,1 M	94,7 YY	-	-	-	-	-	-	-	89,0 O
19.9.58	Sp	100,0 O	80,2 O	-	-	-	-	-	82,7 OM	-	-	-
Jahresmittel x		99,0	60,9	45,6	87,9	39,7	41,7	35,6	65,1	51,5	16,2	48,4
Einzelvers. n		43	38	30	7	18	12	16	25	11	5	12

des "korrigierten" Jahresmittels wurde daher jeder der relativen Saugratenwerte der Tabelle mit einem spezifischen Korrekturfaktor multipliziert, der als das geometrische Mittel aus den Zylinderzahlen von Test- und Bezugspflanze zu errechnen ist. Die Summe der Produkte wird dann selbstverständlich durch die Summe der Korrekturfaktoren dividiert.

Fingiertes Berechnungsbeispiel: (n_1, n_2 - Zylinderzahl)

Datum	Hauptwirt			Testwirt			Korrekturfakt.	
	n_1	abs.	rel.	n_2	abs.	rel.	$\sqrt{n_1 \cdot n_2}$	
1.5.	2	100,0	100,0	1	63,7	63,7	$\sqrt{2 \cdot 1} = 1,41$	$63,7 \cdot 1,41 = 89,8$
10.5.	3	98,5	100,0	4	30,2	30,7	$\sqrt{3 \cdot 4} = 3,46$	$30,7 \cdot 3,46 = 106,2$
Mittel		99,1	100,0	196,0:4,87 = 40,2			4,87	196,0

Im Vergleich zu den meist sehr geringen Zahlen von *Virgines*, die im Wirtswahlversuch auf den nichtspezifischen Testpflanzen saugend gefunden wurden, liegen die relativen Saugratenmittel für die gleichen Pflanzen im Fecundity-Test sehr hoch. Nach Tab. 1 entsprechen z.B. 100 auf *Centaurea scabiosa* saugenden Imagines doch immerhin 60,9 bzw. 45,6 Tiere auf *Centaurea jacea*. Diese Diskrepanz zwischen den Resultaten der beiden Versuchsmethoden macht deutlich, daß die Ergebnisse des Fecundity-Testes - im Gegensatz zu der natürlichen Blattlausverteilung im Wirtswahlversuch - nur als Ausdruck für die Potenz der Tiere zur Nahrungsaufnahme auf dem gebotenen Substrat betrachtet werden können. Wir dürfen jedoch annehmen, daß die Rangfolge dieser potentiellen Saugratenmittel auch der relativen Wirtseignung der Testpflanzen in der Natur entspricht. Allerdings müssen dort erheblich größere Befallsunterschiede zwischen den Pflanzen erwartet werden, als es in den vergleichsweise geringen Differenzen zwischen den Saugratenwerten im Fecundity-Test zum Ausdruck kommt. Im gemischten Pflanzenbestand eines natürlichen Biotops geraten nahrungssuchende Aphiden nach den ersten negativen Saugproben auf einem wenig geeigneten Wirt bald wieder aus dem Bereich dieser Pflanze und werden, wenigstens teilweise, von günstigeren Wirten "adsorbiert", bevor die Wirtsannahmeschwelle ihren Tiefststand erreicht hat. Die Erfahrung lehrt, daß eine Pflanze, auf der die Saugrate im Fecundity-Test um mehr als 20% hinter dem Optimum zurückbleibt, unter normalen Bedingungen im Freiland keine Chance hat, permanent befallen zu werden.

Wie im Wirtswahlversuch erreicht die Saugrate von *D. jaceae* henrichi aber auch im Fecundity-Test auf *Centaurea jacea* nie jenen hohen Stand, der den Hauptwirt auszeichnet; auffallend ist hier außer-

dem die Differenz im Saugratenmittel zwischen den beiden (im Wirtswahlversuch noch nicht getrennt geprüften) Unterarten von *Centaurea jacea* (vgl. Tab. 11). Dagegen ist die Affinität der *Laus* besonders zu jüngeren, kräftigen Trieben der alpinen *Centaurea phrygia* ssp. *pseudophrygia* (C.A.Meyer) optimal. Auch die relativ hohen Saugratenwerte auf *Serratula tinctoria*, dem Hauptwirt von *D. minor*, und *Cirsium oleraceum x palustre*, einem zufällig zur Verfügung stehenden, auch im Freiland häufigen Distelbastarden, kommen etwas überraschend. *Carduus acanthoides*, ein spezifischer Wirt für *D. aeneus*, übertrifft in seiner Wirtseignung sogar alle nichtspezifischen *Centaurea*-Arten, exclusive *C. phrygia*, wenn auch gerade hier die Einzelergebnisse außerordentliche Schwankungen zeigen. *Campanula rapunculoides*, bevorzugte Futterpflanze einiger nicht zur *Jaceae*-Gruppe zählender Uromelan-Läuse, spielt erwartungsgemäß eine sehr geringe Rolle als Saugsubstrat.

Vergleichen wir die Einzelwerte innerhalb der gesamten Jahresmeßreihe einer Pflanze, so läßt sich häufig feststellen, daß die niedrigsten relativen Saugraten während der Sommermonate registriert wurden (s. Tab. 1: j.ang., j.jac., rhen.). Diese Tendenz muß nicht zwangsläufig bedeuten, daß die Fundatrices und Sexuparae durch ein weniger strenges Unterscheidungsvermögen für ihr spezifisches Substrat bzw. durch eine höhere Potenz zum Saugen auf ungünstigen Wirtten charakterisiert sind. Eine nicht unbedeutende Rolle werden sicher auch die veränderten Witterungsbedingungen spielen; besonders die höheren Temperaturen des Sommers können die Saugfrequenz der Blattläuse auf weniger günstigen Wirtten wesentlich mindern (s. Kap. V, A 1). Wie in den Wirtswahlversuchen wird aber vor allem auch der Einfluß des Entwicklungszustandes auf das Blattlaus-Wirt-Verhältnis deutlich. Das Erlangen der vollen Blühreife und noch mehr der Eintritt der Pflanze in das Seneszenzstadium führen bei unteroptimalen Wirtten oft zu einem beträchtlichen Ansteigen der Saugbereitschaft der Tiere (Tab. 1: mont., Serr., *C. ol x p.*). Auf alternden Trieben vieler Pflanzen, z.B. *Centaurea jacea* s.str., *cyanus* und *montana*, sind Imagines und Larven vielfach nur an eng begrenzten Stellen saugend anzutreffen, an einzelnen vergilbenden Blättern und besonders an den kurzen, gelben Übergangszonen des Stengels zwischen den austrocknenden Infloreszenzen und der noch saftig grünen Sproßbasis. In analoger Weise konzentrieren sich Blattläuse oft gerade auf den jüngsten Stengelabschnitten oder, bei Rosettenpflanzen, auf den kleinsten, noch stark wachsenden Blättern.

Das Überwiegen der YY-Phasen bei den Pflanzen im Frühjahr und die Häufung von Seneszenzstadien im Herbst tragen sicher dazu bei, in diesen Zeiten auch ungünstigere Pflanzen für die Aphiden einigermaßen annehmbar zu machen. Doch zeigen die oft scheinbar willkürlichen Schwankungen der Saugfrequenzen auch auf gleichen Entwicklungsstadien einer Pflanzenart, wie komplex die Faktoren sind, die die Größe der potentiellen Saugrate mitbestimmen. Ihre Analyse muß in vielen Fällen unvollständig bleiben.

b 2) Die Vitalität der Imagines.

Aus dem Absinken der Saugrate auf einer Testpflanze gegenüber den Werten des Bezugswirtes darf nicht ohne weiteres gefolgert werden, daß diese Pflanze auch in der chemischen Zusammensetzung ihres Phloemsaftes ein absolut schlechteres Nahrungssubstrat für die Blattläus darstellt. Die geringere Appetenz der Tiere zum Saugen läßt zwar für die Praxis einen schwächeren Initialbefall der Pflanze in ihrem natürlichen Biotop erwarten. Bei jenen wenigen Tieren aber, denen der Übergang und die Ansiedlung einmal gelungen ist, erscheint das Saugverhalten in der Folge oft durchaus normal (s. Abb. 10: *Centaurea jacea angustifolia* vom 4. - 7. Tag). Für sie könnte dann wohl auch das neue Substrat eine gleich ergiebige Quelle darstellen mit allen essentiellen Nährstoffen in einer Konzentration, die eine normale Lebensfähigkeit und Vermehrung der Tiere ermöglicht. Umgekehrt aber besitzen bisweilen Parasiten eine hohe Affinität zu einem Wirt, der ihren Lebensansprüchen gar nicht genügen kann, ja vielleicht sogar ein auf den Aggressor toxisch wirkendes Reagenz enthält. So "saugt" etwa TAYLOR's *Tropaeolum*-Laus, ein Vertreter der *Aphis fabae*-Gruppe, gerne auch auf *Vicia faba*, nimmt dabei aber keine nachweisbare Nahrung auf und bleibt so auf dieser Pflanze nur wenige Tage am Leben (TAYLOR, 1959). Die hohe Saugrate täuscht hier also eine Wirtseignung des bereitwillig akzeptierten Substrates vor, die realiter nicht gegeben ist.

Die Unterscheidung PAINTER's zwischen "preference" bzw. "non-preference" auf der einen und "antibiosis" auf der andern Seite scheint also auch im Fecundity-Test durchaus berechtigt zu sein. Als (relatives) Maß für die Präferenz der Blattläus gegenüber den einzelnen Testpflanzen kann hier die Saugrate gewertet werden. In der Vitalität der Imagines, die wir hier einfach als "Lebensfähigkeit" definie-

ren wollen, tritt nach der Vorstellung von PAINTER und DETHIER bereits der erste antibiotische Einfluß des Substrates in Erscheinung. Zur Erörterung dieses Effektes kehren wir zunächst zu unserem Versuchsbeispiel (Abb. 10) zurück:

Die natürliche Blattlausmortalität während der Versuchszeit kommt in der Abnahme der Versuchstierzahlen auf dem Hauptwirt *Centaurea scabiosa* zum Ausdruck. Die Mortalitätsrate von hier insgesamt 8% betrachten wir als normal für die *Imagines* dieser Testreihe, auf einem optimalen Wirt und unter den gegebenen Versuchsbedingungen.

Im Gegensatz zu dem kontinuierlichen und insgesamt unbedeutenden Absinken der *Imagines*zahlen auf dem Hauptwirt steht der rapide Abfall der Kolonnen für alle unteroptimalen Testpflanzen zwischen dem 3. und 4. Versuchstag. Eine solche Caesur finden wir mehr oder weniger ausgeprägt bei den meisten Übertragungen auf resistente Wirte. Die Mehrzahl der im Zylinder während des Tages rastlos umherwandernden, hungernden *Virgines* zeigt vor dem Massensterben deutliche Körperschrumpfungen, für die neben dem dauernden Energieverbrauch vor allem die Verdunstung von Körperflüssigkeit verantwortlich zu machen ist (vgl. SCHÄFER, 1938; MITTLER, 1958 a). Auf einem ungeeigneten Substrat, das keine Nahrungsaufnahme gestattet, und bei einem homogenen Tiermaterial sind die Reserven bei allen Individuen ziemlich gleichzeitig erschöpft und zwar umso rascher, je mehr höhere Tagestemperaturen bei gleichzeitig geringer Luftfeuchtigkeit die Aktivität und die Transpiration der Tiere begünstigen. Am Ende der Kontrollperiode sind daher kaum mehr lebende *Imagines* in solchen Zylindern anzutreffen. Daß der beobachtete Kollaps tatsächlich durch Blockierung der Nahrungsaufnahme und nicht etwa durch toxische Stoffe des Substrates hervorgerufen wurde, beweisen Rückübertragungsversuche von schon weitgehend geschrumpften Tieren auf den Hauptwirt, wo sie sich zum größten Teil bald wieder erholen.

Etwas anders ist das Bild bei Versuchen mit Pflanzen von mittlerer Wirtsqualität, wie *Centaurea jacea angustifolia* in unserem Versuchsbeispiel (Abb. 10: b). Hier wurde schon vor dem Mortalitätsmaximum ein Teil der *Imagines* als "saugend" notiert. Diese Tiere bleiben unter Umständen bis lange nach Abschluß der ersten Kontrollperiode am Leben; sie liefern somit den Beweis, daß auch der neue Wirt durchaus als Nährstoffquelle geeignet sein kann.

Für die Wirtsqualität einer Pflanze, besonders für ihre Eignung als vorübergehendes Notsubstrat, ist nicht nur die Zahl der bei Ver-

suchsende überlebenden Imagines von Bedeutung; bei der Berechnung der Vitalität der Testvirgines soll daher auch der Zeitpunkt des Absterbens eines Tieres während der Versuchszeit berücksichtigt werden: Die Addition der bei den täglichen Kontrollen notierten Zahlen für die noch lebenden Erwachsenen kann einen maximalen Wert ergeben, der dem Produkt "Zahl der Virgines beim Versuchsstart x Zahl der Versuchstage" gleichkommt, wenn während der gesamten Testperiode kein Tier stirbt. Die Tageszahlensumme wird aber umso weiter hinter dem Maximalwert zurückbleiben, je mehr Tiere und je früher sie sterben. Der sog. Vitalitätsbeiwert ist der Prozentsatz der festgestellten Tageszahlensumme lebender Imagines vom möglichen Maximalwert. Er wird den Wert 100 erreichen, wenn sämtliche Testvirgines das Ende des Versuchs erleben, im andern Extrem aber über 0 nicht hinausgehen, wenn bereits beim ersten Kontrolltermin am Tage nach dem Start alle Tiere gestorben sind. (Die letztere Möglichkeit fand sich freilich nie verwirklicht.)

Die Mortalität der Imagines ist besonders auf unteroptimalen Substraten stark witterungsabhängig. Der Einfluß der Temperatur, als dem wichtigsten abiotischen Faktor, auf die Höhe des Vitalitätsbeiwertes wird aber durch das Ausrichten der Versuchslänge nach einer konstanten Temperatursumme in Grenzen gehalten (vgl. Tab. 24).

Die folgende Tab. 2 stellt den für unser Versuchsbeispiel (s. Abb. 10) errechneten Vitalitätsbeiwert in seiner absoluten und relativen (auf *Centaurea scabiosa* = 100 bezogenen) Größe dar:

Tab. 2: Saugrate und Vitalitätsbeiwert apterer Imagines von *D. jaceae henrichi* in einem Fecundity-Test.
(Versuch S₂ 108 / 20.-27.7.57, YM-Stadien; vgl. Abb. 10).

Pflanze	Saugrate absolut relativ		Vitalitätsbeiw. absolut relativ	
(a) <i>Cent. scabiosa</i>	95,6	100,0	96,6	100,0
(b) <i>Cent. jacea angustifolia</i>	47,3	49,5	58,6	60,7
(c) <i>Cent. jacea jacea</i>	16,9	17,7	42,3	43,8
(d) <i>Cent. rhenana</i>	18,1	18,9	45,7	47,3
Pflanzenfreie Kontrolle	0,0	0,0	40,7	42,1

Die einzelnen Werte lassen die gleiche Abstufung in der Wirtseignung der Pflanzen erkennen wie die zugehörigen Saugratenwerte; es sind also hohe Saugraten mit hohen Vitalitätsbeiwerten korreliert, niedrige Saugraten mit relativ ebenso niedrigen Vitalitätszahlen.

Tab. 3 bringt eine Zusammenstellung aller Vitalitätsbeiwerte aus denselben Versuchen mit *D. jaceae henrichi*, die die Saugraten von

Tab. 3: Vitalitätsbeiwert apterer Imagines von *D. jaceae* henrichi CB im Fecundity-Test.
(Abkürzungen s.S. III).

Datum	Gene- ration	Abs.Vit.		Relativer Vitalitätsbeiwert der Imagines (bezogen auf <i>C.scabiosa</i>)								Camp		
		scab	scab	j.ang	j.jac	phryg	rhen	cyan	mont	C.ac	Serr	Camp	C.col	xp
29.4.59	F	100,0	64,2	39,2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
10.5.58	F	92,0	-	9,3	102,3	-	79,2	-	12,4	12,4	-	-	18,6	-
12.5.58	F	100,0	80,7	-	-	-	-	-	-	25,7	-	-	52,9	-
2.6.58	V1	87,2	82,5	43,0	98,3	-	43,0	38,2	-	9,9	37,6	-	50,0	-
6.6.57	V2	100,0	89,9	-	-	-	-	90,0	68,9	49,2	-	-	70,0	-
18.6.58	V2	100,0	77,9	40,5	100,0	-	75,0	-	-	-	53,1	-	-	-
25.6.58	V3	97,5	-	-	-	-	-	-	-	93,1	-	-	43,6	-
8.7.58	V3	100,0	44,5	52,4	-	-	55,6	61,6	-	-	58,0	36,4	-	-
19.7.58	V4	90,8	68,8	64,6	-	-	-	-	49,0	78,9	-	-	-	-
30.7.58	V5	67,9	65,1	-	-	-	-	-	-	134,6	-	-	-	-
3.8.57	V5	89,6	63,3	-	-	-	54,6	53,3	64,5	76,9	81,8	47,1	-	-
6.8.59	V6	90,7	66,9	60,9	-	-	-	-	65,2	-	-	-	-	-
8.8.58	V5	86,3	68,1	82,6	-	-	-	76,8	-	-	-	-	-	-
10.8.57	V5	82,9	63,9	-	80,5	-	74,7	84,4	57,7	-	-	-	116,6	-
28.8.57	Sp + V6	87,9	69,9	58,9	-	-	-	-	-	81,8	51,9	-	-	-
31.8.59	Sp + V7	70,5	-	77,3	-	-	87,8	-	86,8	-	87,2	-	-	-
1.9.58	Sp	90,8	64,5	50,3	-	-	89,2	-	-	99,7	-	64,2	-	-
11.9.58	Sp	100,0	90,6	83,3	-	-	-	-	-	-	-	-	100,0	-
19.9.58	Sp	100,0	86,4	-	-	-	-	-	-	70,5	-	-	-	-
Jahresmittel $\bar{x}$		91,0	72,0	56,7	96,5	7	70,4	67,4	60,7	62,1	64,4	48,5	60,2	
Einzelvers. n		43	38	30	7	18	12	16	25	11	5	12		

Tab. 1 lieferten. Bei den absoluten Werten für die Bezugspflanze *Centaurea scabiosa* fallen die Ergebnisse der Testserien vom 30.7.58 und 31.8.59 etwas aus der Reihe. Der Grund für die hohe Mortalität dürfte hier mehr in einer ausnehmend schlechten körperlichen Konstitution des Tiermaterials zu suchen sein (Verdacht auf Pilzinfektion!) als in einem Qualitätsabfall der als Substrat bereits bewährten Pflanzen (vgl. die hohen Saugraten in Tab. 1).

Im Vergleich zu den Saugratennitteln der Tab. 1 bleiben die relativen Jahresmittel für die Vitalität auf den einzelnen Testpflanzen weniger deutlich (statistisch aber ebenso gut gesichert) hinter dem Mittel für *Centaurea scabiosa* zurück. Auf *Campanula rapunculoides* ist die Mortalität der Tiere mit Abstand am höchsten. Dies bedeutet, daß auf allen andern Testpflanzen trotz der oft geringen Saugraten doch wohl etwas Nahrung aufgenommen wurde. Die Lebensdauer der Imagines in den gelegentlich durchgeführten pflanzenfreien Kontrollen bleibt in der Regel sogar noch hinter der auf *Campanula* zurück, wohl in der Hauptsache ein Effekt der geringeren Luftfeuchtigkeit in solchen Zylindern und gleichzeitig ein weiterer Beweis für das Fehlen toxischer Substanzen bei unseren resistenten Pflanzen.

Eine Klassifizierung der Testwirte nach der Höhe der relativen Vitalitätsjahresmittel der Blattläuse ergibt recht genau die gleiche Qualitätsreihenfolge wie eine Ordnung nach den Saugratennitteln der Tab. 1. Die Korrelation von Saugrate und Vitalität ist allerdings im einzelnen nicht immer so vollkommen wie in unserem Versuchsbeispiel der Tab. 2. So erscheint beispielsweise die hohe Affinität der *Fundatrices* zu *Carduus acanthoides* nicht durch eine entsprechende Substratqualität gerechtfertigt. Gerade diese Distel liefert wieder, wie bei den Saugraten, recht unterschiedliche Werte, neben extrem niedrigen Vitalitätszahlen auch sehr hohe. (Der Maximalwert 134,6 beruht nur auf dem Ergebnis eines Einzelversuchs mit dem physiologisch sehr günstigen OM-Stadium und besitzt daher keinen hohen statistischen Wert.) Eine der Hauptursachen für dieses Phänomen dürfte in der physiologischen Unterschiedlichkeit der Substrate liegen.

Eine strenge Korrelation zwischen überdurchschnittlicher Vitalität und bestimmten Altersstadien der Pflanze (s. Tab. 1) wird, von andern Faktoren überschattet, in Tab. 3 nicht sehr deutlich. Trotzdem ist in vielen Fällen die Tendenz erkennbar, daß mit dem Erreichen der Blühreife und Seneszenz beim nichtspezifischen Wirt die Lebenschancen für den Parasiten steigen (*C. ac.*, *C. olx p.*, *Serr.*, *rhen.*,

mont.). Dieses Faktum spielt neben den günstigeren klimatischen Bedingungen sicher eine nicht unbedeutende Rolle, wenn im Spätjahr, etwa ab Ende August, allgemein ein Ansteigen der Vitalitätswerte in den Fecundity-Testen beobachtet werden kann.

b 3) Die Fertilität der Virgines.

Bei der Prüfung blattlausimmuner Pflanzenvarietäten wird von vielen Autoren das "Koloniewachstum" als Kriterium für den Resistenzgrad der Wirte gewählt, also der Gesamteffekt von Saugverhalten, Lebensmöglichkeit und Reproduktivität der Virgines und Larvenentwicklung. Diese Methode läßt jedoch keine genauere Analyse der Resistenz nicht befallbarer Substrate zu. DAVIDSON (1922, 1925) hat als eins der wichtigsten Resistenzprinzipien die Hemmung der Reproduktion der Aphiden auf ungünstigen Wirten erkannt; er wählte in seinen klassischen Studien über *Aphis rumicis* L. die unterschiedliche Vermehrungsrate, d.h. die Zahl der pro Zeiteinheit von einer definierten Anzahl Eltern geborenen Larven als Ausdruck für die antibiotische Resistenz der untersuchten *Vicia faba*-Varietäten. Unteroptimale Nahrungs-Qualität und -Quantität bedeuten gleichermaßen eine Hemmung der maximal möglichen Embryonenentwicklung; die Vermehrungsgeschwindigkeit kann also einen sehr sensiblen Indikator für die Wirtsqualität der Pflanze darstellen.

Die Larvenproduktion einer *Dactynotus*-Aptere beginnt normalerweise am 1. oder 2. Tag nach der Imaginalhäutung und kann sich über 10 - 35 Tage erstrecken, wobei die Zahl der Neonatae pro Tag auch unter gleichmäßigen Außenbedingungen periodisch schwankt und gegen Ende der reproduktiven Periode in der Regel stark abnimmt (s. Abb. 11). Die Larvenkapazität liegt bei einer *D. jaceae henrichi*-Fundatrix zwischen 90 und 115, bei einer kräftigen apteren Virgo kann sie 130 erreichen. - Eine starke Temperaturabhängigkeit der täglichen Larvenproduktion erscheint selbstverständlich (Literatur s. KENTEN, 1955; GRAHAM, 1959); als günstig für die Reproduktivität vieler freilebender Aphiden gelten mäßig hohe Temperaturen (18 - 22°C) bei geringer Luftfeuchtigkeit. Zu hohe Temperaturen erhöhen die Mortalität der Muttertiere und verringern somit die Gesamtzahl der von ihnen geborenen Larven; sie hemmen also das Wachstum einer Population, selbst wenn sich die Reproduktionsgeschwindigkeit bei den lebenden Imagines steigern sollte (SMITH, 1937; BROADBENT, 1949 a).

Um solche Doppelleffekte von Außenfaktoren zu umgehen, beziehen wir die Gesamtzahl aller während der Versuchsperiode produzierten Larven auf die Tageszahlensumme der noch lebenden Virgines. Die Division der beiden Größen ergibt die Reproduktionsrate; sie bezeichnet, unabhängig von der Lebensdauer der Parentes, die bei der Qualität des Substrates unter den gegebenen Verhältnissen mögliche mittlere tägliche Vermehrungsgeschwindigkeit eines Tieres.

Die Tab. 4 stellt die Populationsentwicklung von *D. jaceae henrichi* in unserem Testbeispiel dar. Der Tageszuwachs an Junglarven und die Temperaturmittel gelten für den Zeitraum von Mittag des Vortages bis Mittag des Kontrolltages. In den Schwankungen der täglichen Reproduktionsraten auf dem Hauptwirt *Centaurea scabiosa* wird die Temperaturabhängigkeit der Vermehrungsgeschwindigkeit ohne weiteres deutlich. Die für die ersten 24 Stunden des Versuchs errechnete Vermehrungsquote ist auffallend niedrig, nicht allein deshalb, weil vielleicht ein Teil der jungen Virgines die volle Fortpflanzungsreife noch nicht erreicht hatte. Auch beim Übertragen älterer Imagines von ihrem Muttersubstrat auf gleichwertige Triebe derselben Pflanze ist eine vorübergehende Hemmung der Reproduktivität zu beobachten, bis die neue Unterlage als Substrat völlig anerkannt ist (vgl. die relativ niedrige Saugrate auf *Centaurea scabiosa* am 1. Tag nach Versuchsbeginn in Abb. 10). Während dieser Zeit zögern die Tiere mit dem Absetzen der reifen Embryonen. Diese Beobachtung mag die Meinung KENNEDY's (1958 a,b) bestärken, der den Geburtsakt der Aphiden nicht für eine zwangsläufig ablaufende Reaktion nach Aufnahme einer bestimmten Quantität und Qualität von Futter hält, sondern glaubt, daß das Absetzen fertiger Junglarven von der Mutter "für einige Tage" frei kontrolliert werden kann. Die Bedeutung der Nahrungsaufnahme für das kontinuierliche Heranwachsen weiterer Embryonen und die Gesamtzahl der Nachkommen ist damit selbstverständlich nicht in Frage gestellt.

Ungeflügelte Virgines von *D. jaceae henrichi* enthalten - wie viele andere Aphidenarten (s. z.B. B. JOHNSON, 1954 a,b; 1957) - bereits bei der Imaginalhäutung voll differenzierte und gebärreife Embryonen, deren Zahl allerdings stark vom Ernährungszustand der Eltern abhängt. Diese Embryonen werden auch in pflanzenfreien Kontrollversuchen, wenn auch vielleicht vorerst nur zögernd, geboren (Tab. 4, e.). Während der Geburt kann also die Mutter nicht nur auf Nahrungsaufnahme verzichten (B. JOHNSON, 1954 b), sondern es ist nicht einmal das Vorhandensein einer beliebigen pflanzlichen Unterlage Bedingung. Als

Tab. 4: Reproduktion von *D. jaceae* henrichi CB ex *Cent.urea* scabiosa in einem Fecundity-Test-Beispiel.
Versuch S₂ 108 / 20. 7. 57, 12 h ; a - d: 2 x 25 aptere Virgines (vgl. Abb.10, Tab.2).
a: 1 x 25 aptere Virgines

Tag	Temp °C	a. Cent.scabiosa			b. Cent.j.angustif.			c. Cent.j.jacea			d. Cent. rhenana			e. Kontrolle		
		lbd Imag	Larven + $\frac{L}{\varphi \cdot Tg}$	lbd tot	lbd Imag	Larven + $\frac{L}{\varphi \cdot Tg}$	lbd tot	lbd Imag	Larven + $\frac{L}{\varphi \cdot Tg}$	lbd tot	lbd Imag	Larven + $\frac{L}{\varphi \cdot Tg}$	lbd tot	lbd Imag	Larven + $\frac{L}{\varphi \cdot Tg}$	lbd tot
21.7.	14,1	50	88 1,76	88 0	47	64 1,36	53 11	45	36 0,80	28 8	48	45 0,94	38 7	24	13 0,54	17 2
22.7.	13,3	50	105 2,10	191 2	47	52 1,11	67 49	44	31 0,70	35 32	43	51 1,19	63 33	20	19 0,95	21 11
23.7.	13,0	50	98 1,96	288 3	43	11 0,26	56 71	34	7 0,21	36 38	42	12 0,29	47 61	17	5 0,29	20 17
24.7.	14,5	49	158 3,22	445 4	21	5 0,24	49 83	13	1 0,08	28 47	17	10 0,59	29 89	8	3 0,38	16 24
25.7.	16,4	47	182 3,87	627 4	16	14 0,88	52 94	5	2 0,40	19 58	8	3 0,38	18 103	3	1 0,33	7 34
26.7.	18,3	46	180 3,91	804 7	16	25 1,56	61 110	4	1 0,25	3 75	1	1 1,00	6 116	1	0 0,00	2 39
27.7.	16,1	46	157 3,41	956 12	15	16 1,07	69 118	3	0 0,00	0 78	1	1 1,00	2 121	0	0 0,00	0 41
21.- 27.7.	3,38	968	2,86	956 12	205	187 0,91	69 118	148	78 0,53	0 78	160	123 0,77	2 121	73	41 0,56	0 41
Rel. Fertilität		100,0			31,8			18,5			26,9			19,6		
Vitalität der Larven		98,8 (= 100,0%)			36,9 (= 37,3 %)			0,0 (= 0,0 %)			1,6 (= 1,6 %)			0,0 (= 0,0 %)		

Tab. 5: Fertilität apterer Imagines von *D. jaceae* henrichi CB ex *Centaurea scabiosa* im Recundity-Test.
(Abkürzungen s.S. III)

Datum	Genet- ration	$\frac{L}{g \cdot Tag}$ scab	Relative Fertilität ($\frac{L}{g \cdot Tag}$), bezogen auf C, scabiosa = 100 %.									
			j. ang	j. jac	phryg	rhen	cyan	mont	C. ac	Serr	Camp	C. ol x p
29.4.59	F	3,01	31,2	5,6	-	-	-	-	-	-	-	-
10.5.58	F	2,90	-	5,9	129,3	66,9	-	2,8	0,0	-	-	1,4
12.5.58	F	2,29	62,4	-	-	-	-	-	19,2	-	-	14,0
2.6.58	V1	4,60	68,3	10,9	118,5	13,7	81,5	-	19,6	12,4	-	21,7
6.6.57	V2	4,73	4,9	-	-	-	2,3	0,4	2,7	-	-	8,9
18.6.58	V2	3,31	11,2	6,6	72,8	0,0	-	-	-	7,9	-	-
25.6.58	V3	3,72	-	-	-	-	-	-	45,2	-	-	50,0
8.7.58	V3	3,05	5,2	0,7	-	9,8	15,3	-	-	-	3,3	-
19.7.58	V4	2,91	19,2	16,2	-	-	-	16,8	56,4	-	-	-
30.7.58	V5	1,77	5,6	-	-	-	-	-	89,3	-	-	-
3.8.57	V5	3,97	33,5	-	-	5,8	3,5	34,8	30,5	25,9	3,3	-
6.8.59	V6	1,58	19,6	27,8	-	-	-	7,6	-	-	-	-
8.8.58	V5	1,51	18,5	9,9	-	-	17,9	-	-	-	-	-
10.8.57	V5	1,83	15,8	-	46,4	30,6	5,5	9,3	-	-	-	-
28.8.57	Sp+V6	2,04	13,7	1,0	-	-	-	-	11,3	28,4	-	91,3
31.8.59	Sp+V7	0,88	-	45,5	-	72,7	-	43,2	-	56,8	-	-
1.9.58	Sp	2,30	34,8	17,0	-	28,7	-	-	50,4	-	0,9	-
11.9.58	Sp	2,87	58,5	33,1	-	-	-	-	-	-	-	44,6
19.9.58	Sp	2,87	78,7	-	-	-	-	-	40,1	-	-	-
Jahresmittel $\bar{x}$		2,63	30,9	17,1	95,4	31,8	21,2	17,8	30,6	27,7	2,6	39,4
Einzelvers. n		43	38	30	7	18	12	16	25	11	5	12

Nachwirkung früherer, günstigerer Lebensbedingungen bedeutet das Absetzen der bei Versuchsbeginn schon gebärreife Junglarven also noch keineswegs eine gewisse Wirtseignung des Testsubstrats (z.B. Tab. 4 c). Da die Zahl dieser "Nachgeborenen" aber je nach der Kondition der Testvirgines stark schwankt (zwischen 0 und 10 Larven pro aptere Virgo von *D. jaceae henrichi*!) und nicht immer pflanzenfreie Kontrollen durchgeführt wurden, bleibt die Deutung der jeweils niedrigsten Reproduktionsraten einer Testserie unsicher. Hier muß vor allem die Larvenvitalität zur Beurteilung der Wirtseignung des Substrates mit einbezogen werden. (s. "Suszeptibilität" der Pflanze.)

Liegt die Vermehrungsquote in einem Versuch über dem für die Testserie festgestellten Minimum, so ist besonders bei gleichzeitig höheren Vitalitätswerten der Eltern ein positiver Einfluß des Substrates auf die Embryonenentwicklung erwiesen. (Bei gegebener Larvenzahl bedeutet eine höhere Vitalität der Imagines geringere Fertilität: $L/q/\text{Tag}$). Dies gilt in unserem Versuchsbeispiel (Tab. 4) für *Centaurea rhenana* und vor allem für *Centaurea jacea angustifolia*, wo nach Erschöpfung des primären Embryonenvorrates später wieder ein Ansteigen der Larvenproduktion konstatiert werden kann, als Folge der festen Ansiedlung einiger Tiere auf dem neuen Wirt.

Analog zu Tab. 1 und 3 bringt Tab. 5 eine Zusammenfassung der Reproduktionsraten aus den Fecundity-Testen mit *D. jaceae henrichi*. Von den stark variierenden (absoluten) Werten für den Hauptwirt *Centaurea scabiosa* fallen die durchschnittlich kleineren überraschenderweise in den warmen Hochsommer. Ein Vergleich des Temperaturverlaufs bei den verschiedenen Testreihen liefert keinen sicheren Beweis, daß überoptimale Temperaturen hierfür verantwortlich wären. Eher könnte man die hohe Fertilität der Virgines im Frühling und Frühsommer mit dem starken Sproßwachstum der Pflanze in Verbindung bringen, das (schwache) Wiederansteigen der Reproduktionszahlen im Spätjahr dagegen mit dem Vorherrschen seneszenten Stadien des Wirtes.

Mit Ausnahme des Wertes für *Centaurea phrygia* fallen die (relativen) Reproduktionsratenmittel der Testwirte gegenüber dem Hauptwirt außerordentlich stark ab, wobei aber doch die bekannte Rangfolge der getesteten Pflanzenarten recht genau erhalten bleibt. Die starke Depression der Vermehrungsquote bereits auf Pflanzen, die bisher noch als leidlich gute Ersatzwirte gelten mochten (z.B. *C. jacea angustifolia*), zeigt, daß die Fertilität der Virgines ein sehr gutes Kriterium für die Wirtsqualität eines Substrates darstellt. Umso hö-

her ist die rasche Populationsvermehrung von *D. jaceae henrichi* auf *Centaurea phrygia* zu werten; auf diesem Substrat wurde mit 5,45 Larven/q /Tag sogar die höchste jemals für diese Laus im Fecundity-Test erzielte Reproduktivität registriert.

Auf den weniger günstigen Wirtsarten erlauben oft wenigstens die seneszenten Stadien eine etwas höhere Reproduktion (Tab. 5: *j.jac*, *mont*, *C.ac*, *C.ol xp*, *Serr*); auch die YY-Triebe stellen bisweilen noch günstigere Unterlagen dar als das in der Regel am meisten resistente YM-Stadium. Die Fertilität der Virgines zeigt also die gleiche Abhängigkeit vom physiologischen Zustand des Substrates wie die Saugrate und die Vitalität. Unabhängig hiervon wird aber vielfach auch eine direkte Korrelation zwischen Saugfrequenz und Fruchtbarkeit deutlich (vgl. z.B. die Einzelwerte von *C. rhenana* und *cyanus* in Tab. 1 und 5), die andeutet, daß sich die Präferenz- und die antibiotische Resistenz hier nicht mehr klar trennen lassen.

b 4) Die Vitalität der Larven.

Für den Bestand einer Blattlauskolonie spielt die Lebens- und Entwicklungsfähigkeit der Larven eine mitausschlaggebende Rolle; die radikale Minderung der Larvenvitalität auf einer ungünstigen Wirtspflanze stellt ein ebenso wirksames Resistenzprinzip dar wie etwa die Unterdrückung der Reproduktion selbst.

Auf einem optimalen Wirt (*Centaurea scabiosa* in Tab. 4) resultiert die geringe Mortalität in der Hauptsache aus Totgeburten und Fehlhäutungen; dieser Prozentsatz wird durch die normalen Schwankungen des Klimas nur geringfügig verändert (vgl. Tab. 6).

Auf Pflanzen mittlerer Qualität mag sich bereits die Zahl der Totgeburten erhöhen als Folge der generell geschwächten Kondition der Muttertiere. Drastischer aber macht sich hier die Tatsache bemerkbar, daß viele der Larven das Ersatzsubstrat nicht als dauerhafte Nahrungsquelle zu akzeptieren vermögen. Sie verlassen die primäre Einstichstelle oft schon wenige Stunden nach der Geburt und gehen schließlich, im Zylinder umherwandernd, über kurz oder lang durch Verhungern zugrunde. Daß die Pflanze dabei durchaus den ernährungsphysiologischen Anforderungen der Tiere genügen könnte, beweisen einzelne weniger "anspruchsvolle" Larven, die vor ihrem späteren Hungertod wenigstens das zweite oder dritte Larvenstadium erreichen oder

sich gar auf dem gleichen Pflanzentrieb bis zur fertilen Imago entwickeln. Die individuellen Variationen in der Reaktion gegenüber einem mittelmäßigen Substrat sind selbst unter den Nachkommen der gleichen Mutterlaus außerordentlich groß.

Larven von bereits fest angesiedelten Eltern (z.B. in Tab. 4 die auf *Centaurea jacea angustifolia* nach dem 24.7. geborenen Tiere) besitzen, wie wiederholt beobachtet wurde, auf dem gleichen nichtspezifischen Substrat größere Entwicklungschancen als jene von dauernd wandernden Virgines. Dabei sind auch sie im wesentlichen aus Grundstoffen aufgebaut, welche die Mutter schon während der eigenen Larvalzeit vom günstigen Hauptwirt bezogen hat. Nach den vorliegenden Untersuchungen beginnt die Embryonenentwicklung bei Aphiden bereits in der noch nicht geborenen Larve, also im Leib der Großmutter (UICHANCO, 1924; SCHWARTZ, 1932; LAMB, 1955; LEES, 1959 u.a.). Die unterschiedliche Vitalität der Larven hängt daher wohl mehr von der körperlichen Konstitution des Elterntieres ab. Hierfür spricht auch die kurze Lebensdauer von durchschnittlich nicht mehr als 2-3 Tagen für die in den pflanzenfreien Kontrollzylindern geborenen Junglarven, während Neonatae von kräftigen, auf dem Hauptwirt saugenden Imagines unter den gleichen Bedingungen etwa 3-5 Tage ohne Nahrungsaufnahme am Leben bleiben.

Die Lebensdauer hungernder Larven wird sehr stark von der Temperatur und der Luftfeuchtigkeit beeinflusst (s. z.B. MARKKULA, 1953; SCHWARZ, 1959). Daher sind Larven selbst auf einem völlig ungeeigneten Substrat gegenüber solchen in pflanzenfreien Kontrollen etwas begünstigt, weil sie bei ihren wiederholten Saugversuchen in einem transpirationsmindernden Bereich erhöhter Luftfeuchtigkeit verweilen. Der hieraus resultierende Vitalitätsunterschied macht sich jedoch im Fecundity-Test kaum bemerkbar (vgl. in Tab. 4 c und e).

Wegen des Umfangs der zu bewältigenden Versuchsarbeiten konnte bei den täglichen Inspektionen nicht in allen Testen die Tagesreproduktions- und Larvenmortalitätsquoten exakt festgehalten werden. Die "Vitalität der Larven" bezeichnet daher lediglich den prozentualen Anteil der bei Versuchsschluß als "lebend" notierten Larven an der Gesamtheit aller während der Testperiode geborenen Tiere.

Die Tab. 6 stellt als Fortsetzung der Tabellen 1, 3 und 5 die Larvenvitalität in den mit *D. jaceae henrichi* durchgeführten Versuchsreihen dar. Die für eine Testpflanze gefundenen (relativen) Werte variieren im allgemeinen außerordentlich stark. Neben der offensicht-

Tab. 6: Vitalität der Junglarven von *D. jaceae* henrichi CB im Fecundity-Test.
(Abkürzungen s.S. III).

Datum	Gene- ration	Abs.Vit. scab	Relative Vitalität der Larven (bezogen auf <i>Centaurea scabiosa</i> = 100 %)									
			j.aug	j.jac	phryg	rhen	cyan	mont	C.ac	Serr	Camp	C.col x p
29.4.59	F	99,7	85,6	12,5	-	-	-	-	-	-	-	-
10.5.58	F	100,0	-	0,0	100,0	100,0	-	0,0	X	-	-	100,0
12.5.58	F	100,0	96,3	-	-	-	-	-	50,0	-	-	66,7
2.6.58	V1	96,9	98,8	8,6	101,5	89,5	96,3	-	0,0	25,8	-	40,6
6.6.57	V2	100,0	100,0	-	-	-	77,8	0,0	0,0	-	-	34,6
18.6.58	V2	99,6	100,4	0,0	97,1	X	-	-	-	0,0	-	-
25.6.58	V3	100,0	-	-	-	-	-	-	91,9	-	-	95,8
8.7.58	V3	98,7	0,0	0,0	-	0,0	45,3	-	-	0,0	-	-
19.7.58	V4	93,9	58,4	0,0	-	-	-	0,0	88,1	-	-	-
30.7.58	V5	93,5	0,0	-	-	-	-	-	84,1	-	-	-
3.8.57	V5	98,8	74,4	-	-	0,0	0,0	54,9	83,4	86,1	0,0	-
6.8.59	V6	99,7	37,2	53,0	-	-	-	50,2	-	-	-	-
8.8.58	V5	92,9	16,6	26,9	-	-	30,8	-	-	-	-	-
10.8.57	V5	99,0	0,0	-	89,1	91,8	101,0	0,0	-	-	-	101,0
28.8.57	Sp + V6	92,7	72,5	0,0	-	-	-	-	107,9	104,3	-	-
31.8.59	Sp + V7	84,6	-	46,5	-	-	-	61,1	-	85,2	-	-
1.9.58	Sp	94,5	74,9	4,2	-	89,8	-	-	-	-	-	-
11.9.58	Sp	100,0	91,7	-	-	96,5	-	-	98,6	-	0,0	-
19.9.58	Sp	100,0	98,0	47,4	-	-	-	-	-	-	-	94,7
Jahresmittel X Einzelvers. n		96,9 43	64,8 38	21,5 28	97,5 7	69,1 16	58,5 12	30,6 15	68,9 22	58,2 11	0,0 5	73,9 12

lich großen Sensibilität der Larven gegenüber ihrem Nahrungssubstrat trägt hierzu wohl auch der Umstand bei, daß bei niedrigen Fertilitätszahlen die entsprechenden Werte für die Larvenvitalität auf dem Verhalten von nur wenigen Jungtieren basieren. Bei einer Fertilität von 0,0 entfällt der zugehörige Wert für die Larvenvitalität ganz (n in Tab. 6 zum Teil kleiner als in Tab. 1, 3 und 5!). Bei einem Vergleich der Jahresmittel bleibt aber doch die bekannte Qualitätsreihenfolge der geprüften Testpflanzen im großen und ganzen erhalten.

Ein absoluter Größenvergleich von Larvenvitalität und Vitalitätsbeiwert der Imagines ist wegen der verschiedenen Berechnungsart der beiden Größen nicht möglich; bei letzterem ist ja die Variabilität gegen die Nullgrenze zu beschränkt. Aber auch die zu erwartende parallele Variation der einzelnen Wertepaare (Tab. 6: j.jac, mont) fällt weniger ins Auge als die Korrelation hoher Larvenvitalität mit hoher Fertilität der Imagines und umgekehrt (Tab. 6: j.jac, phryg, rhen, Serr.). Dies ist nicht so sehr verwunderlich, wenn wir uns erinnern, daß überdurchschnittliche Fertilitätszahlen besonders dann erzielt werden, wenn wenigstens ein Teil der Versuchsvirgines die Testpflanze akzeptierte und dann lebenskräftigere Larven noch gegen Ende der Kontrollperiode absetzt.

Bei einigen Testwirten (Tab. 6: mont, Serr.) bleiben die Junglarven erst dann länger am Leben, wenn ihnen seneszente Stadien als Substrat zur Verfügung stehen. Eine ähnliche positive Wirkung auch der jungen, wachsenden Entwicklungsstadien wird bei keiner Pflanze sehr deutlich.

b 5) Die Suszeptibilität der Pflanze.

Die Aufgliederung des komplexen antibiotischen Resistenzeffektes einer Pflanze nach seiner Wirkungsrichtung auf die verschiedenen Phasen der Blattlausvermehrung versucht, den Resistenzmechanismus zu analysieren. Wir erhalten dabei aber kaum einen anschaulichen Gesamteindruck über die tatsächliche Entwicklung der Testpopulation während der Versuchszeit. Im Gegensatz zur "Saugrate" haben die Vitalität und Fertilität der Imagines und die Larvenvitalität einen direkten Einfluß auf die Populationsbewegung. Diese 3 kritischen Größen kennzeichnen nach PAINTER den antibiotischen Resistenzgrad des Substrates, d.h. dessen Potenz, einen Blattlausbestand aufrechtzuerhalten: die sogenannte "Suszeptibilität der Pflanze". Von ihr

zu unterscheiden ist die "Akzeptabilität der Pflanze", die auf einer aktiven Einstellung des Parasiten zum Substrat basiert und von seiner Affinität zum Wirt abhängig ist; im Fecundity-Test wird sie durch die Saugrate charakterisiert.

Jedes Koloniewachstum ist ausgeschlossen, wenn die negative Wirkung des Substrates so ausgeprägt ist, daß sie zu einer quantitativen Hemmung einer der drei Grundkomponenten für die Populationsvermehrung führt. Zur Suszeptibilität werden daher die drei Einzelwerte, Vitalität (V_Q) und Fertilität (F) der Eltern und die Vitalität der Larven (V_L) multiplikativ zusammengefaßt; eine Division durch 100 bringt das Produkt auf eine praktische Größenordnung:

$$\text{Suszeptibilität} = \frac{V_Q \cdot F \cdot V_L}{100}$$

Eine Dimensionsberechnung zeigt, daß der als Suszeptibilität definierte Wert keine rein abstrakte Indexzahl darstellt:

Es bedeuten: m = Zahl der Virgines beim Versuchsstart;

l = Zahl der Versuchstage;

S = Tageszahlensumme der lebenden Virgines;

L_{ges} = Zahl der in der Testperiode geborenen Larven;

L_{lbd} = Zahl der bei Versuchsende noch lebenden Larven.

Dann ist: Vitalität der Imagines = $V_Q = \frac{S \cdot 100}{m \cdot l}$;

Fertilität der Imagines = $F = \frac{L_{\text{ges}}}{S}$

Vitalität der Larven = $V_L = \frac{L_{\text{lbd}} \cdot 100}{L_{\text{ges}}}$

Suszeptibilität = $\frac{S \cdot 100 \cdot L_{\text{ges}} \cdot L_{\text{lbd}} \cdot 100}{m \cdot l \cdot S \cdot L_{\text{ges}} \cdot 100}$;
 $= L_{\text{lbd}} \cdot \frac{100}{m \cdot l}$.

Die Größe $\frac{100}{m \cdot l}$ ist für alle Versuche einer Testreihe konstant. Die Suszeptibilität ist demnach direkt proportional der Zahl der bei Versuchsende im Testzylinder gefundenen lebenden Larven. In ihrer relativen Größe, bezogen auf die mittlere Suszeptibilität von *Centaurea scabiosa* der gleichen Korrelationsreihe, ist sie ein direktes Maß für die Zahl lebender Larven, die nach einer bestimmten Versuchszeit auf einem Testwirt pro 100 lebenden Larven auf *Centaurea scabiosa* erwartet werden kann.

Die Suszeptibilität wird für jeden Einzelversuch aus den absoluten Grundwerten berechnet, bei einer Testpflanze dann relativiert und in zwei Stufen zunächst zum Testreihenmittel und dann, nach der

üblichen "korrigierenden" Methode, zum Jahresmittelwert für jede Pflanze zusammengefaßt.

In Tab. 7 sind die Testreihenmittelwerte für die Suszeptibilität der Bezugspflanze *Centaurea scabiosa* wieder in ihrer absoluten Grösse registriert. Sie schwanken während der Jahressaison nicht unerheblich, im wesentlichen korrespondierend mit den gleichfalls beträchtlichen Variationen der Reproduktionsrate, die bei der Berechnung der Suszeptibilität oft den am meisten die Grösse des Gesamtproduktes bestimmenden Faktor darstellt. Die Jahresmittelwerte für die Suszeptibilität der Testpflanzen fallen verständlicherweise noch stärker gegenüber dem Hauptwirt ab als jede der zu ihrer Berechnung dienenden Grundgrößen, was der Differenz in der Wirtsqualität durchaus gerecht wird. Lediglich *Centaurea phrygia* ließ vielfach sogar schnelleres Koloniewachstum zu als der spezifische Hauptwirt.

Auf die parallele Variation der Einzelwerte von Fertilität und Vitalität der Imagines und der Larven wurde mehrfach hingewiesen. Es ist daher zu erwarten, daß als Folge dieser gleichgerichteten Variation die Unterschiede zwischen günstigeren und ungünstigeren Bedingungen für das Koloniewachstum in der Suszeptibilität besonders deutlich zum Ausdruck kommen. Eine gewisse Abhängigkeit vom physiologischen Zustand der Pflanze ist so denn auch bereits beim Hauptwirt, *Centaurea scabiosa*, zu erkennen, wo vor allem die YY-Stadien eine rasche Populationsvermehrung ermöglichten. Umso bedeutsamer werden dadurch die gleichzeitig registrierten hohen relativen Suszeptibilitätswerte für die jungen Entwicklungsstadien einiger nichtspezifischer *Centaurea*-Arten (Tab. 7: j.ang, phryg, rhen). Während des Juli und August ist jedenfalls nicht nur das Koloniewachstum auf dem Hauptwirt reduziert (überwiegend Y-M-Stadien) sondern noch mehr das auf den meisten Testwirten, die jetzt nur noch befallen werden können, wenn sie in einem besonders günstigen Entwicklungsstadium (M-O) angeboten werden. Mit dem Eintreten in die Seneszenz nimmt die antibiotische Resistenz dieser Pflanzen in der Regel wieder ab, was zu dem allgemeinen Wiederansteigen der relativen Suszeptibilitätswerte im Spätjahr führt. Inwieweit auch klimatische Faktoren dazu beigetragen haben, im Frühjahr und Spätjahr den Unterschied zwischen spezifischen und nichtspezifischen Wirten zu dämpfen, oder ob die ersten und letzten Generationen des Blattlauszyklus' prinzipiell weniger differenzierte Nahrungsansprüche haben als die Sommervirgines, soll hier nicht entschieden werden (s. hierzu Kap. V, A, 1 und 3).

Tab. 7: Suszeptibilität der Versuchspflanzen für aptere Imagines (und deren Larven) von *D. jaceae henricchi* CB im Fecundity - Test.
(Abkürzungen und Symbole s.S. III).

Datum	Genera- tion	Abs. Susz. scab	Relative Suszeptibilität (bezogen auf <i>Centaurea scabiosa</i> = 100 %)									
			j. ang	j. jac	phryg	rhen	cyan	mont	C. ac	Serr	Camp	C. ol x p
29.4.-59	F	300,1 R	16,8 R	0,3 R	-	-	-	-	-	-	-	-
10.5.-58	F	266,8 YX	48,6 YX	0,0 YX	132,3 YX	53,0 YX	-	0,0 YX	0,0 YX	-	-	4,0 YX
12.5.-58	F	228,6 YX	56,4 YX	-	-	5,4 YX	-	2,5 YX	0,0 YX	-	-	4,9 YX
2.6.-58	V1	382,9 YX	4,4 YX	0,4 YX	120,1 Y	30,4 YX	1,6 YX	-	0,0 YX	1,2 YX	-	4,5 YX
6.6.-57	V2	473,0 YX	8,7 YX	-	-	-	-	0,0 YX	0,0 Y	-	-	2,2 Y
18.6.-58	V2	329,7 Y	8,7 YX	0,0 Y	70,7 YX	0,0 Y	-	-	-	0,0 YX	-	-
25.6.-58	V3	362,7 YX	-	-	-	-	-	-	38,7 Y	-	-	20,7 OM
8.7.-58	V3	301,0 YX	0,0 X	0,0 Y	-	0,0 Y	4,6 YX	-	39,2 Y	0,0 YX	0,0 YX	-
19.7.-58	V4	248,4 Y	7,7 YX	0,0 YX	-	-	-	0,0 Y	101,0 OM	-	-	-
30.7.-58	V5	142,4 YX	0,0 YX	-	-	-	-	-	13,6 X	-	0,0 X	-
3.8.-57	V5	351,4 Y	15,6 YX	-	-	0,0 YX	0,0 Y	12,3 Y	-	18,3 Y	-	-
6.8.-59	V6	142,2 YX	9,6 YX	2,2 YX	-	-	-	2,5 Y	-	-	-	-
8.8.-58	V6	121,2 M	2,1 M	-	-	-	4,2 Y	-	-	-	-	-
10.8.-57	V5	150,2 O	0,0 YX	-	33,4 O	21,0 M	4,7 OM	0,0 YX	-	-	-	107,5 M
28.8.-57	Sp+V6	138,4 M	10,5 M	-	-	-	-	-	-	-	-	-
31.8.-59	Sp+V7	55,2 OM	-	0,0 Y	-	54,3 OM	-	26,8 O	11,9 X	18,5 O	-	-
1.9.-58	Sp	198,3 M	16,7 M	0,4 YX	-	24,6 OM	-	-	49,3 O	60,1 O	0,0 OM	-
11.9.-58	Sp	287,2 YX	48,6 M	13,1 YX	-	-	-	-	-	-	-	41,1 O
19.9.-58	Sp	286,8 O	66,1 O	-	-	-	-	-	28,2 OM	-	-	-
Jahresmittel	$\bar{x}$	233,5	20,1	6,9	93,6	22,2	7,6	7,5	22,9	21,7	0,0	21,4
Einzelvers.	n	43	38	30	7	18	12	16	25	11	5	12

b 6) Die Entwicklung der Filialimagines.

Die Mortalität bei höheren Larvenstadien:

Die "Suszeptibilität" basiert nur auf den in der ersten Kontrollperiode gewonnenen Daten. Sie kann also auch nur als Maßstab für die Entwicklung der Filialgeneration in den ersten Phasen der Koloniebildung - bis zum 2. oder höchstens 3. Larvenstadium - dienen.

Während der "Nachkontrolle" zeigt sich nicht selten, daß auf weniger günstigen Pflanzen ein beträchtlicher Teil der zunächst überlebenden Larven trotz anfänglichen Wachstums kurz vor der Häutung zum 2. Stadium abstirbt. Auch bei höheren Larvenstadien ist die Mortalität oft noch so groß, daß die ursprünglich vielleicht recht ansehnlichen Individuenzahlen kontinuierlich immer mehr abnehmen, so daß letzten Endes nur ein Bruchteil der Larven die Imaginalreife erreicht. Trotzdem ist die prozentuale Sterblichkeit hier in der Regel geringer als bei den Neonatae in der Hauptkontrollperiode, da bei der ersten großen Auslese nur Tiere mit einer gewissen Affinität zum Testsubstrat überleben. Für fundamentale Unterschiede in der Sensibilität gegenüber dem Nahrungssubstrat bei den einzelnen Larvenstadien fanden sich keine Anhaltspunkte.

Eine exakte vergleichende Auswertung der Larvenmortalität in den höheren Stadien ist nicht möglich, weil die unterschiedliche Entwicklungsdauer der Tiere auf den einzelnen Wirten keine synchronen Beobachtungen mehr zulassen und die Versuche nicht mehr unter gleichen meteorologischen Bedingungen beendet werden. Wir wollen uns daher darauf beschränken, in Tab. 7 jene Testreihenmittelwerte einer Pflanze durch Unterstreichen zu kennzeichnen, bei denen in wenigstens einem der Versuchszylinder Filialimagines festgestellt wurden, - die sich stets auch als potentiell fertil erwiesen. Die Gesamtzahl der Übertragungsversuche mit positivem Erfolg (s. Definition S. 17) kann der Tab. 8 entnommen werden (= n+). Die in negativen Versuchen gefundene Suszeptibilität der Pflanze bleibt fast immer deutlich unter 20 (absoluter Wert) bzw. ca. 7,5% (relativer Wert).

Die Entwicklungsdauer der Filialgeneration:

Für die Wachstumsgeschwindigkeit einer Population stellt die Entwicklungsdauer einer Junglarve bis zur fertilen Imago einen wesentlichen Faktor dar, und es liegt nahe, als antibiotische Resistenzwirkung unteroptimaler Pflanzen eine Verzögerung der Metamorphose des Parasiten zu erwarten, also eine Verlängerung der Larvalzeit, wie

sie vielfach bei der Insektenentwicklung als Folge schlechter Ernährung beobachtet wird.

Es erleichtert das Protokollieren der Häutungsdaten bei unseren *Dactynotus*-Arten, daß noch bei der 2-3 Stunden alten Imago der Zeitpunkt der letzten Häutung am Grad der Sklerotisierung und Chitinverfärbung zu erkennen ist. Häutungen während der Nacht sind zudem selten. HAINE (1957) und JOHNSON et al. (1957) fanden bei *Aphis fabae* einen typischen (exogenen) Tagesrhythmus mit deutlichen Spitzen der Häutungsrate (und auch der Reproduktivität) am frühen Morgen und am Abend. Zumindest der morgendliche Häutungsgipfel ist auch bei *Dactynotus* ausgeprägt.

Im Fecundity-Test ergab sich für *D. jaceae henrichi* auf *Centaurea scabiosa* eine mittlere Larvalzeit von 13,5 Tagen, gemessen vom Erscheinen der ersten Larve bis zur Häutung zur ersten Tochterimago. Die hierbei für die einzelnen Serien der Freilandversuche gefundene große Variation der Entwicklungszeit (9,8 - 19,5 Tage) ist in der Hauptsache temperaturbedingt (über die Klimaabhängigkeit der Entwicklungsdauer bei Aphiden s. GRAHAM, 1959).

Im Vergleich zu den als optimal zu betrachtenden Verhältnissen auf dem Hauptwirt erscheint die Entwicklungsdauer von *D. jaceae henrichi* auf allen Testwirten zwar nicht immer wesentlich (*Centaurea phrygia*!) aber doch konstant verlängert (Tab. 8). Wegen der geringen Zahl von erfolgreichen Übertragungsversuchen ließ sich die Differenz der Entwicklungszeiten auf Bezugswirt und Testwirt allerdings nur in einzelnen Fällen sichern (T-Test nach PATAU, 1943). Die stärksten Entwicklungshemmungen ergaben sich auf *Centaurea jacea jacea* und *montana*, also auf Pflanzen, die schon aufgrund der früheren Befunde als wenig günstige Wirte bekannt waren.

Die Körpergröße der F₁-Imagines:

Wie bei vielen Insekten muß auch bei den Aphiden die Körpergröße zu den am wenigsten konstanten Artcharakteristika gezählt werden. Ihre extreme Abhängigkeit von der Temperatur oder den Ernährungsbedingungen zeigen z.B. CARTIER & PAINTER (1956).

D. jaceae henrichi gehört mit einer Körperlänge (von Stirn bis Caudaende) von bis zu 5 mm zu den größten einheimischen Aphidenarten; aber selbst auf dem Hauptwirt *Centaurea scabiosa* sind auch im Frei-

-
- *) p = 0,05 - 0,01 : Differenz wahrscheinlich;
p = 0,01 - 0,0027: Differenz (schwach) gesichert;
p = <0,0027 : Differenz gut gesichert.

Tab. 8: Larvale Entwicklungsdauer der Filialgeneration und Körperlänge apterer F₁-Imagines von *D. jaceae henrichi* CB im Fecundity-Test.

n+ = Zahl der positiven Übertragungsversuche (mit F₁-Imagines;

n = Gesamtzahl der Einzelversuche;

p: T-Test für x = 100 %.

Pflanze	n+	n	Mittl.rel.Entwd.		Körperlänge	
			% v. scab	p	% v. scab	p
<u>Cent. scabiosa</u>	43	43	100,0 (=13,5 Tg)	-	100,0 (=3,43 mm)	-
Cent. j.angustifolia	22	38	109,6	<0,0027	77,4	<0,0027
Cent. j.jacea	4	30	123,8	0,014	78,9	0,0092
Cent. phrygia	7	7	102,7	0,32	101,4	0,81
Cent. rhenana	10	18	117,1	0,010	64,5	<0,0027
Cent. cyanus	5	12	115,3	0,25	90,0	<0,0027
Cent. montana	5	16	118,6	0,031	90,4	0,021
Card. acanthoides	13	25	109,7	0,023	107,3	<0,0027
Serr. tinctoria	5	11	103,5	0,029	83,7	0,0074
Cirs. olerac. x pal.	5	12	112,2	0,25	96,2	0,16
Cirs. rivulare	1	1	106,3	-	96,8	-

Tab. 9: Verhältnis Aptere : Alate bei den F₁-Imagines von *D. jaceae henrichi* CB aus den Fecundity-Testserien vom 10.5. - 25.6.

n+ = Zahl der positiven Übertragungsversuche dieser Periode;

S = Summe der F₁-Imagines aus n+ Versuchen.

Pflanze	n+	S	Apt. : Al.
<u>Cent. scabiosa</u>	13	1832	100 : 29
Cent. j.angustifolia	6	243	100 : 24
Cent. j.jacea	1	1	100 : 0
Cent. phrygia	6	827	100 : 38
Cent. rhenana	3	98	100 : 21
Cent. cyanus	3	69	100 : 3
Card. acanthoides	2	18	100 : 12
Cirs. olerac. x pal.	4	108	100 : 8
Cirs. rivulare	1	39	100 : 15

land bisweilen Einzeltiere von kaum der Hälfte dieser Maximalgröße zu finden. Im Fecundity-Test beträgt die mittlere Größe der apteren Tochterimagines 3,43 mm auf dem Hauptwirt. Dieser Wert ergab sich durch Zusammenfassen der Mittelwerte von je 30 jungen Virgines pro Einzelversuch. Die gleiche Anzahl von Tieren wurde, wenn möglich, auch für jeden positiven Übertragungsversuch auf die Testpflanzen ausgemessen; Versuche mit weniger als 5 erwachsenen F_1 -Apteren fanden keine Berücksichtigung.)

Beim Ausmessen der auf ungünstigen Substraten gezüchteten Imagines fallen vor allem die abnormal großen individuellen Unterschiede zwischen den Tieren des gleichen Versuchs auf; Zwergimagines finden sich oft neben solchen von etwa normaler Größe. Die statistische Sicherung für die Abweichungen in der Körpergröße von Tieren einer Testpflanze gegenüber denen vom Hauptwirt stellt jedoch nur die Schwankungen der (relativierten) Mittelwerte der Einzelversuche in Rechnung (Tab. 8).

Auf seneszenten Trieben ungünstigerer Pflanzen wurden in der Regel größere Tiere erzielt als auf jüngeren Stadien der gleichen Wirtsart. Daher liegt vielleicht auch der für *Centaurea montana* gefundene Wert für die Körperlänge der F_1 -Imagines nur deshalb so hoch, weil hier nur Altersstadien des Wirtes die vollkommene Metamorphose ermöglichten. Die sehr geringe Größe von Tieren ex *Centaurea rhenana* konnte nicht ganz erwartet werden. Ebenso überrascht es, daß sich auf *Carduus acanthoides* in 12 von 13 positiven Versuchen größere Tochterapteren entwickeln konnten als in den korrelierten Versuchen mit *Centaurea scabiosa*, sodaß sich die Erhöhung der Körpergröße gegenüber Tieren des Bezugswirtes sogar statistisch gut sichern ließ.

Ein Zusammenhang zwischen Größe und Entwicklungsdauer der apteren Tochterimagines kann aus den vorliegenden Resultaten nicht erkannt werden.

Morphendetermination:

Die Morphendetermination, insbesondere die Entstehung apterer oder alater Virgines, ist eins der am häufigsten angegangenen, aber doch noch kaum geklärten Probleme der Aphidologie (Literatur s. BONNE-

*) Die Körperlänge von frisch in 70%igem Alkohol abgetöteten Tieren ändert sich kaum, wenn man zur Herstellung mikroskopischer Präparate nach der von HILLE RIS LAMBERS (1950 a) beschriebenen Methode beim Einbetten der aufgehellten Tiere mit dem Berlese-Gemisch nicht zu sparsam umgeht, wodurch Deformationen des Objektes während des Trocknens vermieden werden.

MAISON, 1950, 1951; BODENHEIMER & SWIRSKI, 1957; BÖRNER & HEINZE, 1957). Früher hielt man einen direkten Einfluß der Nahrung auf die Morphendetermination für erwiesen. So glaubten viele Autoren, daß eine Abnahme der Nahrungsqualität (DAVIDSON, 1921 a) oder der aufgenommenen Nahrungsquantität (GREGORY, 1917; WADLEY, 1923; ACKERMAN, 1926) die Induktion von Flügeln fördere, eine "praktische" physiologische Reaktion der Tiere, die ihnen das Verlassen eines ungünstigen Wirtes erleichtert.

Durch unsere bisherigen Ergebnisse ist hinreichend bewiesen, daß im Zusammenhang mit der Depression der Saugrate auf einem nichtspezifischen Testwirt zumindest die Quantität der aufgenommenen Nahrung unteroptimal bleibt. Man sollte daher erwarten, daß hier das Verhältnis der Gezügelten zu den Ungezügelten bei den Filialimagines zugunsten der ersteren verschoben ist. - Der prozentuale Anteil der Alaten ist auch auf dem Hauptwirt jahreszeitlich und von Kolonie zu Kolonie starken Schwankungen unterworfen in Abhängigkeit von zahlreichen, noch nicht exakt bekannten ökologischen und physiologischen, exogenen und endogenen Faktoren. In der Dauerkultur läßt sich bei *D. jaceae henrichi* neben einem sehr kräftigen Maximum im Mai und Juni (bisweilen über 90% der V_2 - und V_3 -Virgines gezügelt!) ein schwächeres Wiederansteigen der Alatenzahlen (10 - 20%) im August feststellen. Im Fecundity-Test wurden nur von Ende Mai bis Anfang Juli (in den Testserien vom 10.5. bis 25.6.) gezügelte Tiere unter den Tochterimagines notiert. Die Gesamtsumme (S) der in dieser "kritischen Periode" auf den einzelnen Versuchspflanzen erzielten Imagines und deren Aufteilung in Aptere und Alate sind in Tab. 9 wiedergegeben.

Bei der Mehrzahl der unteroptimalen Testpflanzen ist die Zahl der in den wenigen positiven Übertragungsversuchen jener Jahresperiode (= n+) entwickelten Tochtervirgines zu gering, um ein definitives Urteil zu erlauben; aus den vorliegenden Ergebnissen ist jedoch statt der erwarteten Verschiebung der Morphenrelation zugunsten der Alaten eher eine Unterdrückung der Flügelinduktion auf den weniger günstigen Pflanzen herauszulesen. Gerade bei sehr geringer Suszeptibilität des Wirtes blieben die wenigen sich entwickelnden Tiere fast immer flügellos. Dieses Ergebnis wird durch CARTIER & PAINTER (1956) unterstützt, die ebenfalls von einer Hemmung der Flügelbildung auf ungünstigen Wirten sprechen; auch LEES (1960) konnte bei *Megoura viciae* Buckton zwar durch kurze Fastenperioden, nicht aber durch dau-

ernde schlechte Ernährung der Muttertiere die Entstehung geflügelter Tiere bei den Nachkommen fördern. Zum andern läßt sich unser Resultat gut mit der Beobachtung PASCHKE's (1959) vereinbaren, der eine positive Korrelation zwischen Koloniedichte und dem Anteil der sich entwickelnden Alaten fand; es muß jedoch noch offen bleiben, ob diese Korrelation primärer oder sekundärer Natur ist.

Ein Einfluß der Ernährung auf die Sexuellenproduktion wird heute durchweg bestritten und der Wechsel von der asexuellen zur sexuellen Fortpflanzung im Herbst auf bestimmte Temperatur- und Lichtverhältnisse zurückgeführt (neuere Literatur s. LEES, 1959, 1960 a,b). Nach LEES ist die Determination der Embryonen als Sexualtiere oder vivipare Weibchen ohnehin schon bei der Imaginalhäutung der Mutter weitgehend abgeschlossen, sodaß ein Effekt der Ernährung im Fecundity-Test in der F₁-Generation überhaupt noch nicht in Erscheinung treten könnte. Gelegentliche Zuchten von *Dactynotus spec.* auf nichtspezifischen Wirten über zwei oder mehr fortlaufende Generationen ergaben jedoch mit Regelmäßigkeit im Herbst die Sexualtiere, wenn auch dabei die Zahl der Männchen gegenüber der Masse der Weibchen noch mehr reduziert erschien, als sie es schon (mit 0-25% unter den Sexuales) auf dem Hauptwirt ist. Nach LEES mußte aber auch dies als Temperatureffekt betrachtet werden.

b 7) Zusammenfassung der Resultate des Fecundity-Testes mit *D. jaceae henrichi*.

Nach den in Tab. 10 zusammengestellten Ergebnissen des Fecundity-testes kann neben *Centaurea scabiosa* nur noch *Centaurea phrygia* aufgrund der hohen Werte der Saugrate und der Suszeptibilität als ein auch unter Freilandbedingungen geeigneter Wirt für *D. jaceae henrichi* erwartet werden. In der Tat zeigte eine auf dieser Pflanze (YM-M-Stadium) gefundene Population von *D. jaceae s.lat.* (25.8.57, Soierengebirge/Obb., 1900 m NN) das gleiche Wirtsspektrum wie unsere typische Ssp. *henrichi*. Auch eine kleine Kolonie an *Centaurea atropurpurea* W. et K. im Botanischen Garten, München, (17.7.57) dürfte dieser Rasse zuzuordnen sein.

Aufgrund der Übertragungsergebnisse und der Resultate der Wirtswahlversuche kann aber eine Reihe weiterer Pflanzen temporär als Notsubstrat fungieren, besonders wenn sie in günstigen Entwicklungsstadien angetroffen werden (Seneszenz!), z.B. *Centaurea jacea angustifolia*.

Tab. 10: Ergebnisse des Fecundity-Tests mit *D. jaceae henrichi* CB ex *Centaurea scabiosa*. Relative Jahresmittel.
(Absolute Jahresmittel für *C. scabiosa* in Klammern).
k = Testreihen; n = Einzelversuche

Pflanze	k	n	Saugr.	Vit. Imag.	Fert.	Vit. Larv.	Suszeptibilit. Mittel	T-Test(p)
<i>C. scabiosa</i>	19	43	100,0 (99,0)	100,0 (91,0)	100,0 (2, 63)	100,0 (96,9)	100,0 (233,5)	-
<i>C. jacea angust.</i>	16	38	60,9	72,0	30,9	64,8	20,1	<0,0027
<i>C. jacea jacea</i>	12	30	45,6	56,7	17,1	21,5	6,9	<0,0027
<i>C. phrygia</i>	4	7	87,9	96,5	95,4	97,5	93,6	0,91
<i>C. rhenana</i>	8	18	39,7	70,4	31,8	69,1	22,2	<0,0027
<i>C. cyanus</i>	6	12	41,7	67,4	21,2	58,5	7,6	<0,0027
<i>C. montana</i>	7	16	35,6	60,7	17,8	30,6	7,5	<0,0027
<i>Card.acanthoid.</i>	11	25	65,1	62,1	30,6	68,9	22,9	<0,0027
(<i>Card.defloratus</i>)	1	2	15,5	30,0	13,1	92,3	3,6	-
<i>Cirs.oler. x pal.</i>	7	12	48,4	60,2	39,4	73,9	21,4	<0,0027
(<i>Cirs.rivulare</i>)	1	1	77,5	41,3	49,8	100,0	20,6	-
<i>Serr.tinctoria</i>	6	11	51,5	64,4	27,7	58,2	21,7	<0,0027
<i>Camp.rapuncul.</i>	3	5	16,2	48,5	2,6	0,0	0,0	<0,0027

Tab. 11: Wirtsqualität von *Centaurea jacea angustifolia* (A) und *Centaurea jac.jacea* (B) für *D. jaceae henrichi* im Fecundity-Test. (Relative Mittelwerte aus gemeinsamen Testserien).

p: T-Test für $A \approx \frac{A + B}{2}$.

Kriterium	A	B	p
Saugrate	61,6	45,5	< 0,0027
Vitalitätsbeiw. d. Imagines	70,0	58,0	< 0,0027
Fertilität	25,5	13,3	0,0082
Vitalität d. Larven	62,7	18,6	< 0,0027
Suszeptibilität d. Pflanzen	15,8	3,0	< 0,0027

folia, *rhenana*, (*cyanus*); *Carduus acanthoides*, *Cirsium oleraceum* x *palustre* und *Serratula tinctoria*. Pflanzen, die im Übertragungsversuch weniger als 10% der optimalen Zahl an überlebenden Larven erreichen, werden aber im Freiland wohl niemals eine Rolle als Wirtsubstrat spielen können.

Die getesteten Pflanzen können nach ihrer ökologischen Bedeutung für eine Blattlausart also in drei Gruppen eingeteilt werden, die wir nach der relativen Wirtqualität zum Hauptwirt zweckmäßigerweise wie folgt begrenzen:

Wirtsklasse I:	Relative Suszeptibilität	> 50:	Freilandbefall + wahrscheinlich;
"	II:	"	"
"	III:	"	"
		10 - 50:	Notsubstrat unter günstigen Bedingungen;
		< 10:	Freilandbefall unwahrscheinlich.

Die verschiedene Substrateignung von *Centaurea jacea jacea* und *Centaurea jacea angustifolia* war bereits im Wirtswahlversuch aufgefallen. Die beiden Unterarten weichen morphologisch und ökologisch voneinander ab. Die relativ wenigästige, kleinwuchsige Nominatform blüht besonders auf Wiesen ab Anfang Juni in einer Folge von Sproßgenerationen bis in den Oktober; die Ssp. *angustifolia* bildet dagegen in mehr arriden Biotopen große, dichte Büsche, deren zahlreiche Blütenknospen sich in einer einzigen konzentrierten Blühperiode etwa im August öffnen. Tab. 11 bringt für beide Pflanzen die Mittelwerte der Ergebnisse aus den gemeinsamen Fecundity-Testreihen. *Centaurea jacea jacea* stellt in allen Kriterien ein signifikant weniger geeignetes Substrat für *D. jaceae henrichi* dar, obwohl gerade sie turgeszenter und rascherwüchsig erscheint und während des Sommers oft Triebe aller Entwicklungsstadien im gleichen Pflanzenindividuum vereinigt, alles Eigenschaften, die ihre Wirtseignung eigentlich steigern sollten (vgl. KENNEDY & BOOTH, 1951, 1954). Es ist interessant, daß die Unterscheidung zwischen den beiden Pflanzen bei andern Insekten noch stärker ausgeprägt sein kann. So lebt die als Gallenerzeuger extrem monophage Fruchtfliege *Acinia corniculata* Fallen ausschließlich auf der Nominatform, ohne die Unterart *angustifolia* anzugreifen (HERING, 1941). Man kann aus dieser Sicht verstehen, daß neuerdings auch bei den Botanikern Bestrebungen im Gange sind, die formenreiche *Centaurea jacea* L. in mehrere Arten aufzuteilen.

Auch innerhalb der Unterart *Centaurea jacea angustifolia* zeigten sich zwischen einzelnen Individuen zum Teil recht deutliche Differenzen in der Wirtseignung. Individuelle Unterschiede im Blattlausbe-

fall waren bereits im Wirtswahltest bei *Centaurea cyanus* zutage getreten (S. 15). Man könnte daher vermuten, daß gerade bei dieser Pflanze die unerwartete Diskrepanz zwischen den günstigen Resultaten der Wirtswahlversuche von 1956 (Abb. 7) und den enttäuschenden Ergebnissen des Fecundity-Testes aus den Jahren 1957/58 (Tab. 10) auf genetische Unterschiede im Pflanzenmaterial zurückzuführen ist. (Sämtliche getesteten *Centaurea cyanus*-Pflanzen stammten aus dem Botanischen Garten, München, wo man jährlich ein homogen erscheinendes Material heranzüchtet).

Konstante Abweichungen in der Akzeptabilität und Suszeptibilität von der artspezifischen Norm findet man mehr oder weniger ausgeprägt und häufig innerhalb jeder Pflanzeart; sie bilden ja die Grundlage für die Suche nach blattlausresistenten Pflanzensorten. Andererseits führt die hohe Sensibilität der Blattläuse gegenüber nicht erfaßbaren physiologischen Veränderungen der Pflanze oder irgendwelchen anderen inneren oder äußeren Faktoren oft zu negativen Resultaten bei Übertragungsversuchen auf sonst anfällige Wirte. Wir sollten daher bei der Prüfung der Wirtseignung einer Pflanzenart besonders bei negativen Versuchsergebnissen die Forderung von HILLE RIS LAMBERS (1949, S. 242) nach $x + 1$ Übertragungsversuchen noch dahingehend erweitern, daß in den Testen auch $x + 1$ Pflanzenindividuen der verschiedensten Unterarten und Varietäten zu erfassen sind. Die Ergebnisse unserer Wirtswahl- und Fecundity-Versuche können also nur ein unvollkommenes Bild über die Wirtsbreite einer Aphidenart liefern; sie besitzen eigentlich nur für die Trennung nahrungsspezifisch sich unterscheidender Blattlausrassen absoluten Wert, d.h. wenn wir sie als Beziehungsgrößen den auf den gleichen Pflanzen, unter gleichen Voraussetzungen und zur gleichen Zeit gewonnenen Werten für eine zweite Aphidenrasse gegenüberstellen.

2. *Dactynotus* (U.) *jaceae* s.str. (L., 1758).

D. jaceae s.str. ist in Mitteleuropa überall verbreitet und häufig. Der Hauptwirt *Centaurea jacea* wird in England durch die nahe verwandte *Centaurea nigra* vertreten; außerdem sind in der Literatur als Wirtspflanzen noch *Centaurea phrygia* und *cyaneus* genannt. Für die Untersuchung des Wirtsspektrums dieser Aphidenart standen Tiere ex *Centaurea jacea angustifolia* von München in Dauerzucht.

Mit genetisch einheitlichem Tiermaterial (Klon) wurden am 13.5.56 sechs Wirtswahlversuche gestartet, also synchron mit einem Teil der *D. jaceae henrichi* - Tests (s.S. 13 ff.). Die gebotenen Pflanzenkombinationen waren:

1. *Centaurea scabiosa* - *j.angustifolia* - *j.jacea* - *montana*;
2. *Centaurea scabiosa* - *j.angustifolia* - *j.jacea* - *rhenana*;
3. *Centaurea scabiosa* - *j.angustifolia* - *j.jacea* - *cyaneus*;
4. *Centaurea scabiosa* - *j.angustifolia* - *montana* - *cyaneus*;
5. *Centaurea scabiosa* - *j.angustifolia* - *rhenana* - *cyaneus*;
6. *Centaurea scabiosa* - *j.angustifolia* - *rhenana* - *montana*.

Die in Abb. 12 zusammengefaßten Ergebnisse dieser Versuche sind auf die jeweilige Befallsstärke von *Centaurea jacea angustifolia* bezogen, die - als Substrat für die Stammzuchten - in allen Tests mit *D. jaceae* s.str. als Hauptwirt fungieren soll. Die Abb. 12 zeigt aber auf den ersten Blick, daß neben ihr der Nominatform *Centaurea jacea jacea* eine gleich gute Wirtseignung zugesprochen werden muß.

Außer *Centaurea jacea* wird nur noch *Centaurea rhenana* in nennenswertem Maße als Substrat akzeptiert, wenn auch nicht während des Hochsommers, wo - wie bei *D. jaceae henrichi* - alle weniger günstigen Testpflanzen besonders streng abgelehnt werden. Überraschenderweise spielt auch die in der Literatur mehrfach als Wirt anerkannte *Centaurea cyaneus* in unseren Wahlversuchen nur eine bescheidene Rolle. Auf *Centaurea scabiosa* und *montana* konnten stets nur einzelne, meist an seneszenten Blättern oder Sproßteilen saugende Tiere registriert werden. Lediglich im Herbst kommt auch ihnen die etwas geringere Strenge der Wirtsspezifität der Sexualen zugute, die zu einer gleichmäßigeren Verteilung der Tiere auf die Testpflanzen führt (vgl. S.15).

Die Ergebnisse der Fecundity-Tests gibt die Tab. 12 wieder. Jede der 12 Testserien verläuft synchron mit einer der 16 Testreihen von *D. jaceae henrichi* der Jahre 1957/58 und erfaßt dabei meist auch die gleichen Wirtsarten und -Individuen. Das verschiedene Angebot an Virgines in den Stammzuchten ließ eine völlig parallele Durchfüh-

Tab. 12: Ergebnisse des Fecundity-Tests mit *D. jaceae* s.str. ex *Centaurea jacea angustifolia*. Relative Jahresmittel.
 () = absolute Mittelwerte für *Cent. j.angustifolia*.
 k = Testreihen; n = Einzelversuche; n+ = positive Versuche.
 p: T-Test für $\bar{x} \neq 100\%$.
 (Abkürzungen s.S. III).

Pflanze	k	n	n+	Saugr.	Vit. Imag.	Fert.	Vit. Larv.	Suszeptibilit. Mittel	p
<i>C.scabiosa</i>	11	29	3	20,1	54,2	8,7	11,2	1,6	<0,0027
<i>C.j. angust.</i>	12	25	25	100,0 (94,2)	100,0 (92,2)	100,0 (2,53)	100,0 (97,8)	100,0 (229,9)	-
<i>C.j.jacea</i>	7	13	13	107,1	98,1	110,6	100,1	109,5	0,43
<i>C.phrygia</i>	6	10	10	102,8	103,6	108,2	101,8	114,5	0,050
<i>C.rhenana</i>	7	14	13	40,2	67,5	37,4	51,7	18,4	<0,0027
<i>C.cyanus</i>	7	14	9	48,3	62,4	31,9	53,1	11,2	<0,0027
<i>C.montana</i>	6	11	3	20,9	63,9	11,7	36,9	3,1	<0,0027
<i>Card.acanth.</i>	8	17	4	22,1	61,0	11,3	22,4	2,7	<0,0027
<i>Card.deflor.</i>	3	5	5	62,6	82,5	68,6	95,0	58,8	0,014
<i>Cirs.ol. x pal.</i>	2	4	4	57,9	82,8	65,7	98,2	50,6	<0,0027
<i>Serr.tinct.</i>	4	6	1	7,7	68,9	6,5	13,1	0,4	<0,0027
<i>Camp.rapunc.</i>	1	2	0	5,6	43,0	3,6	0,0	0,0	-
<i>Cich.intybus</i>	2	4	0	3,9	24,9	7,7	0,0	0,0	<0,0027

Tab. 13: Prozentuale Verteilung apterer Virgines von *D. jaceae* s.str. ex *Centaurea jacea angustifolia* im Alternativ-Wahlversuch.
 n = Zahl der Teste.

n	saugend auf		laufd.	saugend auf	
	Pflanze A	%	%	%	Pflanze B
10	<i>Cent. j.angustifolia</i>	70,0	22,7	7,3	<i>Cent. scabiosa</i>
3	<i>Cent. j.angustifolia</i>	42,2	12,8	45,0	<i>Cent. j.jacea</i>
5	<i>Cent. j.angustifolia</i>	26,8	69,6	3,6	<i>Cent. rhenana</i>
5	<i>Cent. j.angustifolia</i>	53,0	4,4	42,5	<i>Card. defloratus</i>
3	<i>Cent. j.jacea</i>	33,6	5,6	60,9	<i>Cent. phrygia</i>
7	<i>Cent. j.jacea</i>	69,8	27,5	2,8	<i>Cent. cyanus</i>
5	<i>Cent. cyanus</i>	12,8	81,6	5,7	<i>Cent. scabiosa</i>

rung aller Versuche mit den beiden Aphidenrassen leider nicht zu.

In Tab. 12 finden wir die Ergebnisse der Wirtswahlversuche im wesentlichen bestätigt. Noch mehr als *Centaurea jacea jacea* übertrifft *Centaurea phrygia* den Bezugswirt in der Wirtseignung, und zwar in allen Kriterien; sie hält mit 5,64 L/q/Tag auch hier den Rekord für die Reproduktivität im Fecundity-Test. Die hohe Wirtsqualität auch der Y- und M-Stadien von *Cirsium oleraceum x palustre* und besonders von *Carduus defloratus* kommt etwas überraschend. Auf *Centaurea scabiosa* und *montana*, *Carduus acanthoides* und *Serratula* konnten sich dagegen nur in Einzelfällen, auf den bevorzugten Seneszenzstadien (OM-0) *Virgines* der Filialgeneration entwickeln.

Einige dieser Ergebnisse wurden im Alternativwahlversuch nachgeprüft. Ein Fecundity-Testzylinder schließt dabei gleich große Sproßteile gleicher Entwicklungsstadien von zwei im Gartenbeet benachbart wachsenden Pflanzenarten ein und wird mit 40 - 60 apteren Images besetzt. Das Protokoll erfaßt insgesamt 12 mal in halbstündigen Intervallen die Verteilung der auf den beiden Pflanzen saugenden Läuse. Nach jeder einzelnen Kontrolle bringen Erschütterung des Zylinders und Anhauchen (CO₂!) alle saugenden Tiere zum Abfallen; sie müssen somit wieder neu zwischen den beiden Substraten wählen. - Die Resultate dieser Versuche bestätigen im großen und ganzen die bisherigen Ergebnisse (Tab. 13), wobei insbesondere wieder die relativ hohe Affinität von *D. jaceae* s.str. zu *Carduus defloratus* ins Auge fällt. Der prozentuale Anteil der jeweils noch laufenden Tiere hängt stark von ihrem Aktivitätsgrad ab; da die Tests nicht synchron durchgeführt wurden, besitzt er nur einen beschränkten Aussagewert. Bei höherer Aktivität der Tiere ist den Befallsdifferenzen jedenfalls umso größere Bedeutung zuzuschreiben.

Die beiden Unterarten von *Centaurea jacea* werden im natürlichen Biotop wohl etwa gleich häufig befallen, wenn auch die meist stärkeren Kolonien auf den großen *Centaurea jacea angustifolia*-Büschen mehr ins Auge fallen mögen. Im Vergleich zur Unterart *henrichi* scheint *D. jaceae* s.str. auch auf ihrem optimalen Wirt weniger virulent, was mehr noch als in der Tagesreproduktivität beispielsweise der Fundatrices (Abb. 11) in ihrer Larvengesamtkapazität zum Ausdruck kommt: Fundatrix bis 60 (115), aptere Virgo bis 75 (130). (Die Zahlen in Klammern () stellen die Vergleichswerte für *D. jaceae henrichi* auf *Centaurea scabiosa* dar). Über die Größenunterschiede zwischen den beiden Subspecies informiert die Tab. 15. Aptere *D. jaceae* s.str. -

Virgines von *Centaurea jacea jacea* übertreffen im Freiland oft jene von *Centaurea jacea angustifolia* an Größe (Mittel im Test 3,03 mm), zeigen aber das gleiche Wirtsspektrum.

Bei *Carduus defloratus* konnte trotz eingehender Beachtung bisher noch kein Freilandbefall durch *D. jaceae* s.str. festgestellt werden. Ein eigener Fund der Laus auf der nicht sehr häufigen *Centaurea phrygia* (27. 7. 57, Werfen/Österreich, 1000 m NN) bestätigt dagegen die Beobachtungen von BÖRNER & FRANZ (1956) wie die eigenen Übertragungsversuche. Auch zwei kleine Kolonien an *Centaurea (Chartolepis) glastifolia* L. (Botanischer Garten, München, Juni 1957) bzw. an *Cirsium rivulare* (Starnberg/Obb., 18. 6. 60) ließen sich ohne weiteres auf *Centaurea jacea*, nicht aber auf *scabiosa* übertragen.

Umstritten bleibt die Wirtsstellung von *Centaurea cyanus*, einer Pflanzenart, die in den vorliegenden Exemplaren nach den Ergebnissen von Wirtswahlversuch und Fecundity-Test nicht als geeigneter Wirt für unseren Aphidenstamm angesehen werden kann. Die Sammlung von HILLE RIS LAMBERS enthält - neben norditalienischem Material ex *Centaurea nigrescens* Willd. und *coerulescens* W. (erstere nahe verwandt mit *Centaurea jacea*) - auch *D. jaceae* s.lat. von *Centaurea cyanus* aus der Schweiz. Einen Befall dieser Pflanze meldet auch OLE HEIE (1960) aus Dänemark. Im Juli 1957 fand ich selbst *D. jaceae* s.lat. auf *Centaurea cyanus* bei Bennekom/Holland. Eine Zucht dieser Tiere, die morphologisch der Nominatform sehr nahestehen, zur Überprüfung ihrer Wirtsspezifität schlug aber leider fehl; es muß daher offen bleiben, ob sie zu *D. jaceae* s.str. oder ssp. *henrichi* zu zählen sind.

3. *Dactynotus* (U.) *jaceae* ssp. *reticulatus* HRL, 1939.

In seiner Monographie über die Gattung *Dactynotus* hatte HILLE RIS LAMBERS (1939) zu *D. jaceae* s.str. gezählte Individuen von *Centaurea rhenana* aus Südtirol wegen gewisser morphologischer Abweichungen als var. *reticulatus* von der Nominatform unterschieden. BÖRNER (1952) räumte diesen Tieren die Stellung einer Subspecies ein; sie waren inzwischen noch aus Berlin, von der gleichen Futterpflanze, gemeldet worden.

Für die biologische Untersuchung dieser Rasse standen Tiere aus dem Berliner Verbreitungsgebiet (ab Juni 1957) zur Verfügung *), er-

*) Für die Besorgung dieses Materials sei Herrn Dr.W.Quednau, Berlin, und Frl. Dr.G.v. Aufseß, München, herzlich gedankt.

gänzt durch eine zweite Population, vom Verfasser bei Podersdorf am Neusiedler See / Niederösterreich am 10. 6. 58 gefunden. Beide Stämme zeigten in allen Kriterien so große Übereinstimmung, daß die Ergebnisse der Fecundity-Teste in Tab. 14 zusammengefaßt erörtert werden können.

D. jaceae reticulatus besitzt von allen untersuchten Vertretern der Jaceae-Gruppe die am wenigsten streng ausgeprägte Wirtsspezifität, konnten doch (mit Ausnahme der auch hier extrem ungünstigen *Campanula rapunculoides*) auf allen Testpflanzen und sogar in nahezu allen Einzelversuchen Virgines der F₁-Generation erzielt werden. Die große ökologische Potenz der Tiere kommt am deutlichsten in den relativ hohen Werten für die Saugrate und die Fertilität zum Ausdruck. Im einzelnen erwähnenswert ist neben der hohen Suszeptibilität von *Serratula tinctoria*, daß *Centaurea montana* auch in den ungünstigen Y- und M-Stadien ihre Wirtseignung nicht ganz verlor. Dagegen gelangen positive Übertragungsversuche auf *Centaurea scabiosa* und auch auf *Carduus acanthoides* in der Regel nur während und nach der Blütezeit der Pflanzen. *Centaurea phrygia* übertraf in ihrer Suszeptibilität selbst die Bezugspflanze *Centaurea rhenana* mit Regelmäßigkeit. Eine Qualitätsdifferenz zwischen den beiden Unterarten von *Centaurea jacea* ließ sich wegen der großen individuellen Variabilität der einzelnen Testexemplare von *Centaurea jacea angustifolia* nur wahrscheinlich machen.

Nach den vorliegenden Ergebnissen der Übertragungsversuche, insbesondere aufgrund der hohen Saugratenwerte (5 mal über 90%!), könnte *D. jaceae reticulatus* durchaus auch im Freiland mehrere Wirtsarten befallen. Angesichts dieses weiten potentiellen Wirtsspektrums überrascht es, daß das Tier bisher nur aus drei (weit auseinander liegenden) Gebieten und nur von *Centaurea rhenana* bekannt ist. Für die beschränkte Verbreitung könnte zum Teil die vergleichsweise geringe Virulenz des Tieres verantwortlich gemacht werden; die niedrigen Tagesraten für die Larvenproduktion und die relativ lange Larvalzeit (Tab. 15) bedeuten jedenfalls für *D. jaceae reticulatus* deutliche biologische Nachteile (Blattlausfeinde!). Möglicherweise blieb die Form aber auch wegen ihrer schwierigen Identifizierbarkeit auf "nichtspezifischen" Wirten manchmal unerkannt, da sie in vielen Charakteren der Nominatform *D. jaceae s.str.* sehr ähnlich ist.

Tab. 14: Ergebnisse des Fecundity-Tests mit *D. jaceae reticulatus* HRL ex *Centaurea rhenana*. Relative Jahresmittel.

() = absolute Mittelwerte für *Cent. rhenana*.

k = Testreihen; n = Einzelversuche; n+ = positive Versuche.

p: T.-Test für χ^2 100 %.

(Abkürzungen s.S. III).

Pflanze	k	n	n+	Saugr.	Vit. Imag.	Fert.	Vit. Larv.	Suszeptibilit. Mittel	p
<i>C. scabiosa</i>	6	16	5	36,6	74,9	17,2	30,3	8,9	<0,0027
<i>C. j. angustif.</i>	7	17	16	93,0	87,5	64,4	69,4	53,3	<0,0027
<i>C. j. jaceae</i>	4	8	8	97,8	99,6	86,0	97,6	85,2	0,20
<i>C. phrygia</i>	3	5	5	92,0	108,6	116,9	100,4	126,9	<0,0027
<u><i>C. rhenana</i></u>	8	18	18	100,0 (96,7)	100,0 (90,9)	100,0 (1,38)	100,0 (98,4)	100,0 (121,9)	-
<i>C. cyanus</i>	5	9	9	93,5	83,9	73,9	92,4	69,6	0,045
<i>C. montana</i>	3	6	4	41,0	88,8	32,3	31,0	22,3	<0,0027
<i>Card. acanth.</i>	5	10	6	47,8	72,9	32,4	43,5	18,6	<0,0027
<i>Card. deflor.</i>	1	2	2	78,9	69,9	62,4	89,7	56,4	-
<i>Cirs. ol. x pal.</i>	2	4	3	99,4	99,4	62,6	75,0	32,7	<0,0027
<i>Serr. tinct.</i>	2	4	4	89,0	95,4	78,6	98,7	74,8	0,19
<i>Camp. rapunc.</i>	1	2	0	9,8	83,0	0,0	-	0,0	-

Tab. 15: Fertilität (L/♀·Tag) apterer *Virgines* von *Dactynotus spec.*, mittlere Entwicklungsdauer der Filialgeneration und Körperlänge apterer F₁-Imagines im Fecundity-Test auf optimalen Substraten. Größenmessung: je 20 - 30 Tiere pro Einzeltest. n+ = Zahl der Einzelteste. (Abkürzungen s.S. III).

Blattlaus	Substrat	n+	L ♀·Tag		Körperlänge (mm)		Entwicklg.- dauer (Tage)
			Mittel	Max.	Mittel	Max.	
<i>D. jaceae s. str.</i>	<i>C. j. ang.</i>	25	2,53	4,92	2,85	4,4	12,9
<i>D. j. henrichi</i>	<i>C. scabiosa</i>	43	2,63	5,08	3,43	5,0	13,5
<i>D. j. reticulatus</i>	<i>C. rhenana</i>	18	1,38	2,21	2,46	3,8	15,3
<i>D. montanivorus</i>	<i>C. montana</i>	8	4,32	5,50	3,84	4,8	10,8
<i>D. montanivorus</i>	<i>C. cyanus</i>	7	3,58	4,83	3,56	4,4	11,5
<i>D. miner</i>	<i>Serr. tinc.</i>	9	1,73	3,27	2,72	4,0	14,1
<i>D. aeneus</i>	<i>Card. ac.</i>	28	4,44	6,75	4,16	5,2	13,4

4. *Dactynotus* (U.) *montanivorus*, Mosbacher, 1959.

Centaurea montana zählte bislang zu den wenigen Centaureen unserer Flora, die als resistent gegen alle *Dactynotus*-Arten gelten. Umso überraschender war der Fund mehrerer Kolonien von Uromelan-Läusen auf dieser Pflanze bei Starnberg/Obb. im Juni 1956. Die bisher nur in einem begrenzten Areal, hier aber bis 1960 regelmäßig festgestellten Tiere lassen sich als eigene Art von *D. jaceae* s.lat. abtrennen (MOSBACHER, 1959).

Mit seiner Vorliebe für *Centaurea montana* führt *D. montanivorus* alle jenen Hypothesen ad absurdum, die die geringe Wirtseignung dieser Pflanze gegenüber *Dactynotus spec.* auf ein rein mechanisches Resistenzprinzip, nämlich die dichte Behaarung der Blätter zurückführen wollten. Dieser Schutz der Pflanze hatte sich schon bei der Übertragung von *D. jaceae reticulatus* als unvollkommen erwiesen. Allerdings könnte man bei *D. montanivorus* das verlangerte Rostralendglied als eine spezielle Anpassung an diese Eigenheit des Hauptwirtes ansehen (Sie findet eine Parallele in der Gattung *Capitophorus* v.d.G., wo das Labiumendglied bei Arten, die an den dicht mit Schuppenhaaren besetzten Eleagnaceen leben, sogar noch eine apikale Chitinspitze trägt (HILLE RIS LAMBERS, 1953, S. 136)).

Die Wirtswahlversuche wurden mit einer "wilden" Population am 20. 6. 56 auf drei Pflanzenkombinationen gestartet:

1. *Centaurea montana* - cyanus - *jacea angustifolia* - *scabiosa*;
2. *Centaurea montana* - cyanus - *jacea angustifolia* - *rhenana*;
3. *Centaurea montana* - cyanus - *jacea jacea* - *scabiosa*.

In Abb. 13 tritt deutlich in Erscheinung, daß neben dem Hauptwirt *Centaurea montana* von den gebotenen Testpflanzen nur *Centaurea cyanus* noch als gut akzeptiertes Substrat bezeichnet werden kann. Der Befall von *Centaurea jacea* und *scabiosa* bleibt in allen Altersstadien der Pflanzen minimal und erhöht sich auch mit dem Erscheinen der Sexuales nicht wesentlich; *Centaurea rhenana* blieb stets völlig aphidenfrei.

In den nur in beschränktem Umfang durchgeführten Fecundity-Testen (Tab. 16) bestätigte sich die hohe Wirtseignung von *Centaurea cyanus*, die einen Befall der Pflanze auch im natürlichen Biotop möglich erscheinen läßt. Auf allen andern Testpflanzen konnte in keinem der Übertragungsversuche nach Abschluß der Beobachtungsperiode auch nur eine einzige lebende Larve notiert werden, obwohl sich gerade *D. montanivorus* im Vergleich zu den anderen *Centaurea*-Läusen auf günstigem Substrat als sehr virulent erwies (s.Tab. 15).

Tab. 16: Ergebnisse des Fecundity-Tests mit *D. montanivorus* Mosb. ex *Centaurea montana*. Relative Jahresmittel.

() = absolute Mittelwerte für *Cent. montana*.

k = Testreihen; n = Einzelversuche; n+ = positive Versuche.

p: T-Test für $\alpha = 100\%$.

(Abkürzungen s.S. III).

Pflanze	k	n	n+	Saugr.	Vit. Imag.	Fert.	Vit. Larv.	Suszeptibilit. Mittel	p
<i>C. scabiosa</i>	3	8	0	11,9	50,8	0,8	0,0	0,0	<0,0027
<i>C. j. angustif.</i>	3	5	0	10,5	51,8	0,9	0,0	0,0	<0,0027
<i>C. j. jacea</i>	2	4	0	7,3	58,4	3,8	0,0	0,0	<0,0027
<i>C. phrygia</i>	2	4	0	12,1	53,7	0,2	0,0	0,0	<0,0027
<i>C. rhenana</i>	4	9	0	2,6	69,0	2,4	0,0	0,0	<0,0027
<i>C. cyanus</i>	3	7	7	96,3	91,2	83,1	99,5	75,9	0,25
<u><i>C. montana</i></u>	4	8	8	100,0 (96,3)	100,0 (92,0)	100,0 (4,32)	100,0 (100,0)	100,0 (399,9)	-
<i>Card. acanth.</i>	2	4	0	4,0	48,3	0,0	-	0,0	<0,0027
<i>Camp. rapunc.</i>	1	2	0	0,9	52,8	0,0	-	0,0	-

Tab. 17: Ergebnisse des Fecundity-Tests mit *D. minor* CB ex *Serratula tinctoria*. Relative Jahresmittel.

() = absolute Mittelwerte für *Serr. tinctoria*.

k = Testreihen; n = Einzelversuche; n+ = positive Versuche.

p: T-Test für $\alpha = 100\%$.

(Abkürzungen s.S. III).

Pflanze	k	n	n+	Saugr.	Vit. Imag.	Fert.	Vit. Larv.	Suszeptibilit. Mittel	p
<i>C. scabiosa</i>	3	9	0	15,4	40,0	17,3	23,3	1,0	<0,0027
<i>C. j. angustif.</i>	3	7	3	32,3	59,9	24,5	53,0	14,2	<0,0027
<i>C. j. jacea</i>	2	5	1	21,6	40,6	13,8	36,7	6,1	<0,0027
<i>C. phrygia</i>	2	4	3	23,5	80,4	35,6	53,0	21,2	<0,0027
<i>C. rhenana</i>	2	6	2	15,5	53,5	26,7	49,6	11,9	<0,0027
<i>C. cyanus</i>	2	4	1	21,5	34,4	33,1	39,1	9,9	<0,0027
<i>Card. acanth.</i>	2	5	2	27,1	48,8	41,0	86,3	17,8	<0,0027
<u><i>Serr. tinct.</i></u>	4	9	9	100,0 (94,5)	100,0 (81,2)	100,0 (1,73)	100,0 (96,4)	100,0 (137,5)	-
<i>Camp. rapunc.</i>	1	2	0	9,9	65,8	25,6	0,0	0,0	-
<i>Chrysanthemum corymbosum</i>	3	7	0	10,2	36,1	10,6	4,3	0,1	<0,0027

5. *Dactynotus* (U.) *minor* CB, 1940.

D. minor gehört zu den biologisch noch wenig bekannten Arten aus der Jaceae-Gruppe. Sie verdient deshalb trotz gewisser differenzierender morphologischer Eigentümlichkeiten, in unsere Versuche miteinbezogen zu werden, besonders aber wegen der hohen Suszeptibilitätswerte ihres Hauptwirtes, *Serratula tinctoria*, auch für *D. jaceae reticulatus* (s.Tab. 14). (*Serratula* gehört wie *Centaurea* dem Subtribus *Centaureinae* an.) Das bisher nur aus der Steiermark und dem Burgenland (Österreich) bekannte Tier (BÖRNER, 1940, 1952) soll nun auch in Frankreich gefunden worden sein und ist nach F.P.MÜLLER (in lit.) bei Rostock häufig. Zwei eigene Funde liegen aus Bayern vor: Starnberg/Obb., Juni bis Oktober 1957 und 1958; Wielenbach/Ammersee, 10. 8. 57. Die stets recht kleinen Kolonien der rötlich-braunen Tiere an den Stengeln von *Serratula* fallen nicht sehr auf (Körpergröße und Reproduktivität s. Tab. 15). Die Sexuales erscheinen Ende September / Oktober.

Die Ergebnisse einiger Fecundity-Teste mit Starnberger Tieren (Wildstamm) sind in Tab. 17 registriert. In ihrem potentiellen Wirtsspektrum spiegelt sich noch die nahe Verwandtschaft von *D. minor* mit *D. jaceae* wider; mit Ausnahme von *Centaurea scabiosa* lieferten alle geprüften *Centaurea*-Arten, besonders in Versuchen mit *Sexuparae*, einige positive Übertragungsergebnisse. Im Freiland kann neben *Serratula* allerdings höchstens *Centaurea phrygia* als Ersatzwirt in Frage kommen.

Neben *Serratula* wird von BÖRNER noch *Chrysanthemum corymbosum* als Futterpflanze für *D. minor* angegeben; wahrscheinlich stammt sogar das Typenmaterial von dieser Pflanze. *Chrysanthemum* wurde jedoch im Übertragungsversuch von unseren *Serratula*-Tieren stets entschieden abgelehnt. Die von BÖRNER auf den beiden Pflanzen gesammelten Blattläuse (aus dem Deutschen Entomologischen Institut, Berlin,^{*)} und aus der Sammlung von HILLE RIS LAMBERS) zeigen in ihrer Morphologie gewisse Unterschiede. Möglicherweise müssen die Tiere von *Serratula* als eigene Art abgetrennt werden. Eine Entscheidung hierüber sollte aber erst getroffen werden, wenn *D. minor* auf *Chrysanthemum corymbosum* einmal wiedergefunden und biologisch genauer untersucht wurde.

^{*)} Herrn Direktor Prof. Dr. Sachtleben danke ich herzlich für das Überlassen des Börner'schen Materials von *Dactynotus minor*.

6. *Dactynotus* (U.) *aeneus* HRL, 1939.

Von den auf Disteln lebenden *Dactynotus*-Arten ist *D. aeneus* die am weitesten verbreitete und häufigste und zugleich, wegen ihrer Größe (s. Tab. 15) und der schwarzbraunen Färbung, eine der markantesten Aphidenarten unserer Fauna überhaupt. Die morphologische Ähnlichkeit mit *D. jaceae*, der sie bei ihrer Erstbeschreibung noch als Subspecies zugeordnet war, ist so groß, daß bei der Variabilität der Unterscheidungsmerkmale eine sichere Artdetermination bei Einzeltieren kaum möglich ist. Im Bayrischen Alpenvorland lebt *D. aeneus* in oft riesigen Kolonien besonders auf *Carduus acanthoides*; in den angrenzenden Alpen wird diese Pflanze durch *Carduus defloratus* ersetzt, wie zahlreiche eigene Funde bestätigen. Aus der Literatur sind noch eine Reihe weiterer *Carduus*-Arten als Nahrungspflanzen bekannt, wie *Carduus crispus*, *tridentinus* (HILLE RIS LAMBERS, 1939), *nutans* (BÖRNER, 1952) und *medius* (REMAUDIERE, 1951). In unserem Zusammenhang interessiert aber vor allem, inwieweit sich im Wirtsspektrum die Verwandtschaft von *D. aeneus* mit *D. jaceae* offenbart, also vor allem die Affinität der Laus zu den verschiedenen *Centaurea*-Arten.

Die Ergebnisse der 13 mit *D. jaceae henrichi* - Serien korrelierten Fecundity-Testreihen von *D. aeneus* (ex *Carduus acanthoides*, München) sind in Tab. 18 a zusammengefaßt. Die bevorzugte Wirtsstellung aller untersuchten *Carduus*-Arten ist offenkundig. Von der Gattung *Cirsium* erwies sich nur *Cirsium rivulare* als recht günstiges Substrat; der Fund einer Kolonie auf dieser Pflanze (OM-Stadium) bei Starnberg/Obb. (14. 7. 60) unterstreicht dieses Resultat. Auch die Übertragungsversuche auf den *Cirsium oleraceum* x *palustre* - Bastard waren meist positiv, während auf dessen beiden Stammeltern und den andern *Cirsium*-Arten die wenigen abgesetzten Larven spätestens im L₂-Stadium abstarben. Dies steht in gewissem Widerspruch zu BÖRNER's (1952) Bericht vom (seltenen) Freilandbefall der Ackerdistel, *Cirsium arvense*, und läßt sich noch weniger mit REMAUDIERE's (1951) Feststellung vereinbaren, daß *D. aeneus* zu den häufigsten Läusen auf *Cirsium* zähle (allerdings nur durch einen Fund von Sexuales am 30. 10. auf *Cirsium palustre* belegt). Ein Befall seneszenten Stadien im Herbst ist zwar auch nach unseren negativen Übertragungsversuchen nicht ausgeschlossen. Andererseits haben Fehldiagnosen beim Bestimmen von Pflanze oder Tier schon oft Verwirrung gestiftet; Imagines aus einer Uromelan-Kolonie von *Cirsium palustre* (Garmisch, 15. 6. 57) konnten z.B.

Tab. 18: Ergebnisse des Fecundity-Tests mit *D. aeneus* HRL ex *Carduus acanthoides*. Relative Jahresmittel.

() = absolute Mittelwerte für *Carduus acanthoides*.

k = Testreihen; n = Einzelversuche; n+ = positive Versuche.

p: T-Test für $x = 100\%$.

(Abkürzungen s.S. III).

a)

Pflanze	k	n	n+	Saugr.	Vit. Imag.	Fert.	Vit. Larv.	Suszeptibilität	
								Mittel	p
<i>C. scabiosa</i>	13	38	2	16,0	52,9	11,9	2,9	0,1	<0,0027
<i>C. j. angustif.</i>	13	36	3	16,8	56,3	7,9	8,3	0,6	<0,0027
<i>C. j. jacea</i>	6	12	1	22,5	59,9	6,8	2,2	0,1	<0,0027
<i>C. phrygia</i>	4	7	2	32,3	61,8	8,5	26,5	1,1	<0,0027
<i>C. rhenana</i>	10	19	0	13,6	51,7	4,0	0,0	0,0	<0,0027
<i>C. cyanus</i>	7	14	0	19,7	58,5	9,5	8,4	0,8	<0,0027
<i>C. montana</i>	4	8	0	10,7	63,3	6,8	0,0	0,0	<0,0027
<i>Card. acanth.</i>	13	28	28	100,0 (95,1)	100,0 (87,4)	100,0 (4,44)	100,0 (99,2)	100,0 (367,8)	-
<i>Card. deflor.</i>	2	4	4	75,9	97,3	84,8	96,4	81,9	0,46
<i>Card. nutans</i>	1	2	2	111,3	113,1	119,7	101,4	137,5	-
<i>Cirs. arvense</i>	2	4	0	13,4	74,7	11,8	11,3	1,1	<0,0027
<i>Cirs. lanceol.</i>	2	4	0	19,1	77,5	14,1	9,4	1,1	<0,0027
<i>Cirs. olerac.</i>	1	3	0	24,0	91,8	11,8	31,1	4,3	-
<i>Cirs. palustre</i>	2	4	0	12,7	79,2	8,2	13,3	1,3	<0,0027
<i>Cirs. ol x pal.</i>	5	9	7	58,9	70,9	22,4	67,1	10,9	<0,0027
<i>Cirs. rivulare</i>	2	4	4	41,0	83,7	53,4	98,2	36,2	<0,0027
<i>Onop. bract.</i>	1	2	0	18,0	81,8	1,6	0,0	0,0	-
<i>Serr. tinct.</i>	5	10	2	30,6	63,0	7,7	24,1	1,4	<0,0027
<i>Camp. rapunc.</i>	4	8	0	6,1	69,9	6,7	1,2	0,1	<0,0027

b) Fecundity-Test mit apteren *Virgines* ex *Carduus defloratus*.

<i>C. scab</i> (M-0)	2	4	2	13,7	67,7	20,7	40,6	5,7	<0,0027
<i>C. j. ang</i> (M-0)	2	4	2	21,7	77,8	20,3	42,7	8,3	<0,0027
<i>Card. acanth.</i>	2	4	4	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	-
<i>Card. deflor.</i>	2	4	4	92,4	104,9	106,4	99,4	110,9	0,82

keiner der bisher beschriebenen Arten mit Sicherheit zugeordnet werden (rotbraun, gelbe Tibien).“) Die Ablehnung der asiatischen *Onopordon bracteatum* Boiss. et Heldr. läßt selbstverständlich keinen Schluß über die Wirtseignung der heimischen *Onopordon acanthoides* zu; Tiere von dieser Pflanze sind in der HILLE RIS LAMBERS'schen Sammlung als *D. aeneus* determiniert.

Trotz der niedrigen Suszeptibilitätswerte (hohe Larvenmortalität!) aller *Centaurea*-Arten lieferten einzelne Versuche bei *Centaurea scabiosa*, *jacea angustifolia*, *phrygia*, *cyanus* und auch bei *Serratula tinctoria* positive Übertragungsergebnisse, wenn auch meist nur im Herbst, beim Test von Sexuparen auf Seneszenzstadien der Wirtspflanzen.

Ein zweiter *D. aeneus*-Stamm von *Carduus crispus* (Wageningen/Holland), aber auf *Carduus acanthoides* gezüchtet, brachte nahezu identische Testergebnisse. Auch die etwas günstigeren Werte für *Carduus defloratus* bei einem 3. Stamm von *Carduus defloratus* (Soiernegebirge)(Tab. 18 b) müssen nicht als wesentlicher Unterschied betrachtet werden (vgl. Kapitel "Gewöhnung").

7. *Dactynotus* (U.) *macrosiphon* HRL, 1939.

Die anscheinend mehr in den Ostalpen verbreitete *D. macrosiphon*, früher ebenfalls als Unterart von *D. jaceae* s.lat. gewertet, wurde bisher an *Carduus defloratus*, *glaucus* und *personatus*, an *Cirsium erisithalis* und *Carlina vulgaris* beobachtet (BÖRNER & FRANZ, 1956). Mit einer Kolonie bei Vorderriß/Obb. (1000 m NN, 6.8.56) an *Carduus defloratus* ist die Art nun auch in Deutschland nachgewiesen. Leider mißlang die Weiterzucht dieses Stammes aus den Wintereiern, so daß die Wirtsspezifität dieser Tiere nicht genauer untersucht werden konnte. (Im Wahlversuch, von August bis Oktober 1956, wurden *Cirsium arvensis* und *rivulare* nie angegriffen.) Sie unterscheiden sich aber schon in ihrer Morphologie so deutlich von *D. jaceae* und *D. aeneus*, daß an der Artselbständigkeit von *D. macrosiphon* eigentlich kaum gezweifelt werden kann.

*) REMAUDIERE (1951) gibt auch, abweichend von anderen Autoren, als Wirte für *Dactynotus* (D.) *cirsii* (L.) "*Carduus spec.*" an (ohne Belegfunde); Übertragungsversuche von *D. cirsii* von *Cirsium oleraceum* auf *Carduus acanthoides* und *defloratus* blieben stets erfolglos.

8. Überblick über die *Dactynotus jaceae*-Gruppe. Wirtskreise und Pflanzenverwandtschaft.

Stellen wir die Hauptergebnisse der Übertragungsversuche für die *D. jaceae*-Gruppe zusammen (Tab. 19), so fällt auf, daß sich die Wirtsspektren der verschiedenen Blattlausformen zwar bisweilen stark überschneiden, daß aber gerade die spezifischen Hauptwirte im Wirtskreis einer für sie atypischen Blattlausrasse meist nur eine untergeordnete Rolle spielen (z.B. *Centaurea scabiosa*). Ihnen stehen "neutrale" Pflanzen gegenüber, die für mehrere Rassen ein gleich gutes Substrat abgeben. So stellt *Centaurea phrygia* für alle drei Unterarten von *D. jaceae* einen optimalen Wirt dar und liefert auch gegenüber *D. minor* und *aeneus* noch die günstigsten Resultate von allen *Centaureen*. In geringerem Maße gilt dies auch für *Centaurea jacea angustifolia*, sodaß besser *Centaurea jacea jacea* als Kennpflanze für *D. jaceae* s.str. besonders gegenüber ssp. *henrichi* gelten sollte.

Es ist eine verbreitete, aber umstrittene Ansicht, daß sich aus der Wirtswahl eines (oder mehrerer nahe miteinander verwandter) mono- oder oligophagen Parasiten ein Rückschluss auf die "natürliche" Verwandtschaft der Wirte ziehen lasse. Eine Konvergenz zwischen der Verbreitung von Pflanzenparasiten und der systematischen Zusammengehörigkeit der befallenen Substrate demonstrieren u.a. FISCHER & GÄUMANN (1929) bei phytoparasitischen Pilzen und HERING (1950, 1955), der bei gallenbildenden und minierenden Insekten besonders die Eiweißverwandtschaft der Wirtspflanzen betont (vgl. hierzu aber auch BUHR, 1937). Auf der andern Seite hat schon VERSCHAFFELT (1910) bei Pieridenraupen gezeigt, daß die Nahrungswahl oligophager Insekten sich oft nach phytochemischen Einzelmerkmalen der Wirte richtet (hier z.B. Senfölglykosiden); nach MOLISCH (1933) und FAECH (1950) deutet allerdings auch die Verbreitung solcher Stoffe im Pflanzenreich in vielen Fällen auf Verwandtschaft hin.

Bei Aphiden ist über die Mechanik der Wirtswahl und über phytochemische Grundlagen der Nahrungsspezialisierung noch sehr wenig bekannt (s. KENNEDY & STROYAN, 1959). Doch haben auch hier HILLE RIS LAMBERS (1950 a) und F.P. MÜLLER (1956) anhand vieler Beispiele (und Gegenbeispiele) auf Parallelen zwischen Nahrungswahl und Pflanzensystematik hingewiesen. Da für die Wirtswahl auch abiotische Faktoren (Biotop, Mikroklima usw.) eine große Rolle spielen (vgl. FRIEDERICH, 1930) muß eine Diskrepanz zwischen dem Wirtskreis einer

Tab. 19: Die Suszeptibilität der Testwirte für aptere, vivipare Imagines der *Dactynotus* (U.) jaceae-Gruppe im Fecundity-Test.
(Relative Jahresmittel).

Blattlaus Wirt	D.j. henrichi	D.jaceae s.str.	D.j.reti- culatus	D.monta- nivorus	D.minor	D.aeneus
Cent.scabiosa	100,0	1,6	8,9	0,0	1,0	0,1
Cent.cyanus	7,6	11,2	69,6	75,9	9,9	0,8
Cent.montana	7,5	3,1	22,3	100,0	---	0,0
Cent.rhenana	22,2	18,4	100,0	0,0	11,9	0,0
Cent.j.jaceae	6,9	109,5	85,2	0,0	6,1	0,1
Cent.j.angustif.	20,1	100,0	53,3	0,0	14,2	0,6
Cent.phrygia	93,6	114,5	126,9	0,0	21,2	1,1
Serr.tinctoria	21,7	0,4	74,8	---	100,0	1,4
Card.acanthoides	22,9	2,7	18,6	0,0	17,8	100,0

Blattlaus und der botanisch-systematischen Verwandtschaft der Wirte die Existenz eines "botanischen Sinnes" des Parasiten nicht generell widerlegen; die Oligophagie kann aber stets auch nur ein zusätzliches Indizium für die Verwandtschaft der Wirte liefern.

Der Kompositentribus der Cynareae repräsentiert nach CRONQUIST (1955) eine natürliche Verwandtschaftsgruppe. Im Folgenden sei seine Einteilung in Subtriben nach HOFFMANN (1897) und das System der Gattung *Centaurea* nach HAYEK (1901), soweit es hier interessiert, skizziert:

Compositae - Tubiflorae: Tribus XI: Cynareae.

Subtribus 1: Echinopsidinae;

Subtribus 2: Carlininae (Carlina);

Subtribus 3: Carduinae (Carduus, Cirsium, Onopordon);

Subtribus 4: Centaureinae (Serratula, *Centaurea*).

Genus *Centaurea* L. s.lat.:

Sippe *Chartolepis* Cass. (*C. glastifolia* L.)

Sippe *Centaurea* L. s.str.

Subgenus IV: *Cyanus* Hay.

sectio *Acrocentron* DC.: *C. scabiosa* L., *C. atropurpurea* W. et K.;

sectio *Cyanus* DC. (= *Eucyanus* Hay.): *C. cyanus* L., *C. montana* L.;

sectio *Acrolophus* DC.: *C. rhenana* Bor., *C. coerulescens* W.

Subgenus V: *Jacea* DC.

sectio *Jacea* DC. (= *Eujacea* Hay.): *C. jacea* L., *C. nigrescens* Willd.
C. nigra L.

sectio *Lepteranthus* DC.: *C. phrygia* L.

In Tab. 19 kommt am deutlichsten bei der Nahrungswahl der als recht streng monophag zu betrachtenden *D. montanivorus* die schon seit DE CANDOLLE (1837) anerkannte nahe Verwandtschaft von *Centaurea montana* und *cyanus* zum Ausdruck. Der Alternativbefall von *Centaurea scabiosa* und *jacea* durch *D. jaceae* s.str. und ssp. *henrichi* steht in Einklang mit der botanischen Zugehörigkeit dieser Pflanzen zu verschiedenen Untergattungen. (Es ist in der Literatur kein Fall bekannt, das eine innerhalb der Gattung *Centaurea* auf nur wenige Arten spezialisierte Phytophage neben *Centaurea scabiosa* spontan auch *jacea* befiele.)

Legt man die pollenmorphologischen Diagnosen von WAGENITZ (1955) als Einteilungsprinzip bei der Gliederung der Gattung *Centaurea* zugrunde, so tritt die isolierte Stellung von *Centaurea scabiosa* auch gegenüber *Centaurea rhenana* in Erscheinung (man beachte die geringe Affinität der sonst relativ wenig spezialisierten *D. jaceae reticulatus* zu *Centaurea scabiosa*); hier besitzt sogar *Centaurea (Chartolepis) glastifolia* ein gemeinsames Merkmal mit der *Centaurea jacea*-Gruppe:

bene Laus der Cichorii - Gruppe. Damit würde sich der Wirtsbereich von *D. cichorii grossus* über alle drei für *Dactynotus* interessanten Subtriben der Cichorieae erstrecken:

Compositae - Liguliflorae: Tribus XIII: Cichorieae (nach HOFFMANN, 1897)

3. Subtribus: Cichorinae (*Cichorium*, *Lapsana*, *Arnoseris*);

4. Subtribus: Leontodontinae (*Hypochoeris*, *Leontodon*, *Picris*, *Tragopogon*);

5. Subtribus: Crepidinae (*Chondrilla*, *Taraxacum*, *Sonchus*, *Lactuca*, *Crepis*, *Hieracium*).

Die BÖRNER'sche Einteilung vermag jedoch nicht jene häufige Feldbeobachtung zu erklären, daß in Biotopen mit einem Mischbestand von *Cichorium*, *Crepis* und *Leontodon* über weite Wegstrecken oft nur eine dieser Pflanzen von *D. cichorii* s. lat. befallen ist (vgl. HILLE RIS LAMBERS, 1939, S. 14 ff.). BÖRNER (1952) glaubte beobachtet zu haben, daß *Crepis* und *Leontodon* im Frühjahr, *Cichorium* aber im Spätjahr stärker besiedelt werden, und stellte deshalb die Möglichkeit jahresperiodischer Wanderungen zur Diskussion. Diese Frage kann nur durch das Experiment, besonders den Wirtswahlversuch einer Lösung nähergebracht werden.

a) Ergebnisse der Wirtswahlversuche.

Als Testmaterial für die Wahlversuche diente je ein homogener erscheinender "Wildstamm" von *Cichorium intybus* (München), *Crepis biennis* (München) und *Leontodon hispidus* (Starnberg), im Folgenden provisorisch als *D. cichorii* s. str., ssp. *grossus* und ssp. *leontodontis* bezeichnet. Es wurden folgende Pflanzen zur Wahl gestellt:

<i>Cichorium intybus</i>	(Cich);	<i>Picris hieracioides</i>	(Picr);
<i>Lapsana communis</i>	(Laps);	<i>Taraxacum officinale</i>	(Tar);
<i>Hypochoeris radicata</i>	(Hyp);	<i>Sonchus arvensis</i>	(Sonch);
<i>Leontodon autumnalis</i>	(L. aut);	<i>Crepis biennis</i>	(Cr. b);
<i>Leontodon hispidus</i>	(L. hisp);	<i>Crepis virens</i>	(Cr. v);

(in Klammern die gebrauchten Abkürzungen).

Die Pflanzenkombinationen sind im einzelnen:

bei *D. cichorii* s. str.:

1. - 4. Cich - L. aut - L. hisp - Cr. b - Cr. v;
5. Cich - L. aut - Hyp - Laps - Picr;
6. Cich - L. hisp - Hyp - Laps - Tar;
7. Cich - Cr. b - Hyp - Sonch - Tar;
8. Cich - Cr. v - Picr - Sonch - Laps;

bei *D. cichorii grossus*:

1. - 4. Cr. b - Cr. v - L. aut - L. hisp - Cich;
5. Cr. b - Cr. v - Cich - Laps;
6. Cr. b - Cr. v - Tar - Laps - Sonch;
7. Cr. b - Cich - Tar - Laps;
8. Cr. b - L. hisp - Tar - Sonch;

bei *D. cichorii leontodontis*:

1. - 4. L.hisp - L.aut - Cich - Cr.b - Cr.v;
5. L.hisp - L.aut - Cich - Tar ;
6. L.hisp - L.aut - Laps - Tar ;
7. L.hisp - Cich - Laps - Cr.b.

1. und 2.: Start 17.5.56 mit je 6 apteren V_1 pro Pflanzenart und Versuch;
3. bis 8.: Start 13.5.57 mit je 5 apteren V_1 -Virgines.

Die Ergebnisse sind in den Abb. 14 - 16 zusammengefaßt dargestellt: Bei allen drei Blattlausformen bleibt die relative Attraktivität der jeweiligen Hauptfutterpflanze im Vergleich zu den Testwirten für das ganze Jahr nahezu konstant. Es liegt also kein Grund vor, die Hypothese von jahresperiodischen Wanderungen der Blattläuse, d.h. von einer spontanen Umkehrung ihrer Nahrungsspezifität während der Saison, weiterhin aufrecht zu erhalten. Die als Bezugspflanzen gewählten *Cichorium intybus* bzw. *Leontodon hispidus* und, mit geringen Einschränkungen, auch *Crepis biennis* spielen im Wirtskreis der beiden für sie atypischen Blattlausformen eine recht untergeordnete Rolle, sodaß die Existenz mindestens dreier verschiedener biologischer Rassen von *D. cichorii* s.lat. wahrscheinlich erscheint. Neben geringen, schon von HILLE RIS LAMBERS (1939) und BÖRNER (1952) erwähnten morphologischen Besonderheiten unterscheidet sich *D. cichorii* s.str. von den beiden andern Subspecies besonders durch das um etwa 1 Monat verspätete Erscheinen der Sexuales. Diese Verlängerung des Jahreszyklus und eine offensichtliche Verschiebung der Alatenproduktionspitzen von (Mai)/Juni/Juli auf (Juni)/Juli/August (Verzögerung der Populationsausbreitung) bei der Nominatform mögen im Zusammenhang mit dem früheren Austreiben und Aufblühen von *Crepis* und *Leontodon hispidus* (Kolonien leichter zu finden!) zur Entstehung der Idee BÖRNER's von jahresrhythmischen Wanderungen der Läuse beigetragen haben.

Von einer sehr strengen Wirtsspezifität kann bei keiner der drei Rassen die Rede sein. Zumindest *Leontodon autumnalis* spielt bei allen eine beachtliche Rolle als "neutrale" Wirtspflanze und zwar mehr noch ihre kräftige Frühjahrsrosette und die Achsen frischer Infloreszenzen als die stoffwechselphysiologisch weitgehend ruhende Herbstrosette (Abb. 15); bei der Ssp. *leontodontis* kann sie *Leontodon hispidus* im Sommer in ihrer Wirtsqualität oft übertreffen, besonders wenn letztere wenig oder keine Blütentriebe bieten kann.

In den Abbildungen sind die Angaben über den physiologischen Zustand der Testpflanzen wenig aufschlußreich, in der Hauptsache weil die unterschiedliche Entwicklungsgeschwindigkeit der einzelnen Pflan-

zenindividuen bei der großen Zahl an Versuchen zu Überschneidungen der Altersstadien führt oder weil - z.B. bei *Leontodon hispidus* - durch rasche Folge immer neuer Blütengenerationen zur gleichen Zeit neben den Rosettenblättern stets Triebe des verschiedensten Entwicklungsgrades mehr oder weniger zahlreich zur Verfügung stehen. Außerdem müssen bei diesen meist monozyklischen Pflanzen häufiger als bei den Centaureen abgeblühte oder schwache Exemplare während des Versuchs ersetzt werden. Eine Abhängigkeit der Befallsstärke von einer bestimmten physiologischen Disposition des Wirtes ist so zwar im Einzelprotokoll oft klar erkennbar, sie tritt aber in der zusammenfassenden, alle individuellen Besiedlungsmaxima und -minima nivellierenden graphischen Darstellung nur noch selten in Erscheinung. So fällt bei *D. cichorii* s.str. (Abb. 14) lediglich die plötzliche Befallsspitze der verblühenden *Sonchus arvensis* auf.

Eine zunehmende Besiedlung blühender und verblühter *Crepis biennis*-Pflanzen im September durch *D. cichorii leontodontis* (Abb. 16) ist die einzige deutliche Parallele zu der bei der *D. jaceae*-Gruppe so regelmäßig im Wahlversuch beobachteten Erweiterung des Wirtsspektrums gegen Ende der Saison. Hier fehlt allerdings auch nicht nur eine Häufung befallsgünstiger Seneszenzstadien im Herbst, sondern mit dem frühen Eintritt der Pflanzen in das Diapausestadium der Winterrosette liegen sogar ungünstigere Bedingungen vor als während des Sommers mit seinen dauernden raschen physiologischen Veränderungen der fertilen Pflanzenorgane.

b) Ergebnisse des Fecundity-Testes.

Im Fecundity-Test 1958/59 wurden Nachkommen der schon für die Wirtswahlversuche verwendeten Stämme geprüft. Dabei korrespondieren die mit ssp. *grossus* und *leontodontis* durchgeführten Testserien jeweils mit einer der Serien von *D. cichorii* s.str. Die Ergebnisse der Versuche geben die Tabellen 20-22 wieder.

Das potentielle Wirtsspektrum jedes der 3 Blattlausstämme ist recht weit. Der mehr oder weniger alternative Befall der einzelnen als Bezugswirte gewählten Pflanzenarten unterstreicht aber die Berechtigung unserer aufgrund der Wirtswahlergebnisse getroffenen Einteilung der Großart in drei verschiedene Unterarten.

Die niedrige Saugrate der Ssp. *grossus* auf *Cichorium intybus* beweist am besten ihre geringe Affinität zum Hauptwirt der Nominatform. Die noch relativ hohen Suszeptibilitätswerte der gleichen Pflanze

Tab. 20: Ergebnisse des Fecundity-Tests mit *D. cichorii* s.str. ex *Cichorium intybus*. Relative Jahresmittel.

() = absolute Mittelwerte für *Cichorium intybus*.

k = Testreihen; n = Einzelversuche; n+ = positive Versuche.

p: T-Test für $x = 100 \%$. (Abkürzungen s.S. III).

Pflanze	k	n	n+	Saugr.	Vit. Imag.	Fert.	Vit. Larv.	Suszeptibilität Mittel	p
<u>Cichorinae:</u> <u>Cich. intybus</u>	22	48	48	100,0 (98,8)	100,0 (86,1)	100,0 (2,59)	100,0 (98,8)	100,0 (232,4)	-
<u>Leontodont:</u>									
Laps.communis	2	4	4	79,7	89,7	66,9	96,2	54,9	<0,0027
Hyp.radicata	12	23	6	41,6	58,9	13,8	37,5	6,1	<0,0027
Leont.autumn.	14	30	30	76,5	83,6	75,8	99,3	67,7	<0,0027
Leont.hispid.	19	40	24	49,2	68,1	37,9	70,1	27,6	<0,0027
Picris hier.	9	20	1	26,7	60,6	11,0	27,1	1,3	<0,0027
Tragop.prat.	1	2	1	11,1	28,7	4,9	33,3	0,5	-
<u>Crepidinae:</u>									
Tarax.offic.	7	14	8	36,6	58,4	16,1	55,4	8,0	<0,0027
Sonch.arvensis	3	6	4	65,7	79,5	26,2	92,9	20,0	<0,0027
Crep. biennis	18	53	28	40,4	64,2	24,2	64,1	21,5	<0,0027
Crep. virens	11	26	14	54,9	67,8	25,1	53,3	10,9	<0,0027
Hier.auricul.	3	6	6	100,0	103,3	93,3	98,8	93,8	0,56
Hier.pilosell.	4	8	8	81,6	84,4	53,5	96,3	44,0	<0,0027
Hier.maculat.	1	2	2	67,5	78,7	49,1	92,5	35,8	-
Hier.murorum	2	4	4	93,1	99,0	89,9	95,7	86,7	<0,0027
<u>Cynareae:</u>									
Card.acanth.	3	6	0	8,4	44,8	3,7	0,5	0,1	<0,0027
Cent.scabiosa	2	5	0	5,2	46,2	1,8	0,0	0,0	<0,0027
Cent.j.angust.	3	9	2	12,2	46,7	12,7	50,2	2,9	<0,0027

Tab. 21: Ergebnisse des Fecundity-Tests mit *D. cichorii* grossus CB ex *Crepis biennis*. Relative Jahresmittel.

() = absolute Mittelwerte für *Crepis biennis*.

Pflanze	k	n	n+	Saugr.	Vit. Imag.	Fert.	Vit. Larv.	Suszeptibilität Mittel	p
<u>Cichorinae:</u> <u>Cich.intybus</u>	9	24	3	28,4	39,4	17,7	30,5	3,1	<0,0027
<u>Leontodont:</u>									
Laps.communis	2	3	3	102,6	89,7	91,9	99,8	81,5	0,29
Hyp.radicata	3	7	4	83,4	66,3	51,6	70,2	23,9	<0,0027
Leont.autumn.	8	17	17	100,4	99,8	91,9	101,2	91,2	0,0075
Leont.hispid.	9	19	15	70,0	74,1	56,8	87,8	42,5	<0,0027
Picris hier.	3	5	0	31,5	30,0	2,5	13,3	0,1	<0,0027
<u>Crepidinae:</u>									
Tarax.offic.	2	4	3	80,6	44,0	57,3	75,6	18,6	<0,0027
Sonch.arvens.	1	1	0	66,6	42,5	8,2	0,0	0,0	-
Lact.muralis	1	2	0	52,4	39,4	7,0	0,0	0,0	-
<u>Crep.biennis</u>	9	20	20	100,0 (98,0)	100,0 (88,4)	100,0 (2,94)	100,0 (98,1)	100,0 (253,5)	-
Crep.virens	2	4	4	80,3	74,4	52,8	87,8	34,3	<0,0027
Hier.maculat.	2	3	3	86,8	49,0	63,6	96,6	30,9	0,0055
<u>Cynarcae:</u>									
Card.acanth.	3	5	0	28,1	31,4	1,7	8,2	0,1	<0,0027

Tab. 22: Ergebnisse des Fecundity-Tests mit *D. cichorii leontodontis* ex *Leontodon hispidus*. Relative Jahresmittel.

() = absolute Mittelwerte für *Leont. hispidus*.

k = Testreihen; n = Einzelversuche; n+ = positive Versuche.

p: T-Test für $x = 100\%$.

(Abkürzungen s.S. III).

Pflanze	k	n	n+	Saugr.	Vit. Imag.	Fert.	Vit. Larv.	Suszeptibilität Mittel p
<u>Cichorinae:</u>								
Cich.intybus	13	33	7	64,3	51,3	49,5	54,8	21,2 <0,0027
<u>Leontodont.:</u>								
Laps.communis	1	2	2	71,1	86,7	55,1	96,4	46,0 -
Hyp.radicata	6	11	10	84,0	59,3	59,2	83,5	31,7 <0,0027
Leont.autumn.	10	21	21	100,1	95,7	97,9	101,0	85,0 <0,0027
<u>Leont.hispid.</u>	13	28	28	100,0 (97,9)	100,0 (83,4)	100,0 (2,75)	100,0 (99,4)	100,0 (224,1) -
Picris hier.	3	6	3	57,8	56,1	43,5	60,2	16,0 <0,0027
<u>Crepidinae:</u>								
Tarax.offic.	1	1	0	20,0	35,1	11,9	0,0	0,0 -
Sonch.arvens.	1	2	2	40,0	51,3	40,4	81,2	16,8 -
Crep.biennis	12	24	16	67,2	50,5	47,9	80,4	26,1 <0,0027
Crep.virens	2	5	0	58,6	41,0	12,2	0,0	0,0 <0,0027
Hier.aurant.	1	1	1	102,1	100,0	57,1	100,0	57,1 -
Hier.brachiat.	1	1	1	95,7	102,3	77,5	98,8	78,2 -
<u>Cynareae:</u>								
Card.acanth.	3	5	0	38,9	34,5	8,0	0,0	0,0 <0,0027

Tab. 23: Wirtsqualität zweier *Crepis biennis*-Pflanzen (A und B) für aptere Virgines von *D. cichorii* s.str. und *D. cichorii* ssp. grossus im Fecundity-Test.

Absolute Mittelwerte aus je 6 Versuchspaaren.

p: T-Test für $A = B$ (bzw. $A = \frac{A+B}{2}$).

Kriterium	D. cichorii s.str.			D. cichorii grossus		
	A	B	p	A	B	p
Saugrate	40,5	23,0	0,0065	98,6	92,3	0,86
Vitalität d. Imagines	81,3	50,8	<0,0027	89,8	92,0	0,98
Fertilität (L/♀·Tag)	1,43	0,18	<0,0027	3,08	2,42	0,095
Vitalität d. Larven	99,7	44,9	0,022	99,3	96,6	0,96
Suszeptibilität d. Pfl.	128,1	5,6	<0,0027	284,1	231,7	0,49

für die Ssp. *leontodontis* werden ihrer wahren Wirtseignung nicht ganz gerecht; denn die Zahl der positiven Übertragungsversuche (n+) ist wegen der ungewöhnlich hohen Mortalität der späteren Larvenstadien doch nur recht bescheiden.

Crepis biennis, als Frühlingsrosette auch für die nichtspezifischen Testläuse noch ein akzeptables Notsubstrat, erweist sich im Juni / Juli gegen diese Tiere meist als resistent; diese Resistenz mildert sich allerdings jeweils mit dem Abschluß der Blühperiode einer Pflanze. Gegen Ende der Saison (August/September) werden aber - wie bei andern Testpflanzen - auch die sonst ungünstigeren YM-Stadien von *Crepis biennis* durch *D. cichorii* s.str. und ssp. *leontodontis* stärker angegriffen. Für diese Erweiterung der Wirtsvalenz im Herbst ist also nicht allein der physiologische Zustand der Substrate, sondern auch der der Versuchstiere, der Sexuparae und Sexuales-Larven (neben klimatischen Bedingungen) verantwortlich zu machen.

Leontodon hispidus erzielt trotz relativ geringer Affinität der für sie atypischen Blattlausstämme (vgl. Abb. 14 / 15) noch beträchtliche Suszeptibilitätswerte. Aber gerade hier unterliegen die Resultate von Versuch zu Versuch einer extremen Streuung, ohne daß der physiologischen Unterschiedlichkeit der Substrate ein konstanter Effekt zugesprochen werden könnte.

Nicht selten liegen einer solchen starken Variation der Einzelwerte individuelle Unterschiede in der Wirtseignung zwischen einzelnen Exemplaren der gleichen Pflanzenart zugrunde, die während der gesamten Jahresperiode ziemlich konstant erhalten bleiben. So lieferten z.B. im Test mit *D. cichorii* s.str. zwei *Crepis biennis*-Pflanzen, dicht benachbart in ihrem natürlichen Biotop wachsend und im Habitus weitgehend identisch, in 6 Testserien (je 1 Zylinderpaar) gesichert differente Resultate; die Qualitätsunterschiede der gleichen Pflanzen gegenüber *D. cichorii grossus* waren wesentlich geringer.

Die im Test registrierten Saugraten der nichtspezifischen *Cichorii*-Rassen liegen bei allen drei Bezugspflanzen auch in den günstigsten Fällen meist so niedrig, daß eine spontane Aggression durch diese Tiere im Freiland nur als Ausnahme erwartet werden kann. Im Gegensatz zu diesen "Kenn"-Pflanzen sind *Leontodon autumnalis* und zumindest ein Teil der geprüften *Hieracium*-Arten als mehr oder weniger neutrale, für alle drei Blattlausformen akzeptable Wirte zu betrachten. Während *D. cichorii* s.str. im Freiland bisher allerdings nur auf *Cichorium intybus* mit Sicherheit nachgewiesen werden kann -

te *), bestätigen eigene Funde von *ssp. grossus* auf *Leontodon autumnalis*, *Hieracium piloselloides* und *maculatum* die Wirtseignung dieser Pflanzen, wenigstens bei starker Gradation des Parasiten. (Die häufigen *Dactynotus*-Kolonien auf *Leontodon autumnalis* sind jedoch in der Mehrzahl der *Ssp. leontodontis* zuzurechnen.) Möglicherweise ist auch das HILLE RIS LAMBERS'sche Freilandmaterial von *Lapsana communis* zur *Ssp. grossus* zu zählen (vgl. die günstigen Werte von *Lapsana* in Tab. 21). Wie weit der Wirtskreis dieser *Crepis*-Laus in der Tat ist, zeigen - neben dem nicht seltenen Befall von *Crepis virens* (nur schwache Kolonien; reduzierte Fertilität!) - zwei Funde kleinerer Populationen an Blütenstengeln (M) von *Taraxacum officinale* (München, 12. 8. 57; 15. 8. 58). Eine Reihe weiterer Pflanzenarten kann wahrscheinlich wenigstens als Notsubstrat dienen.

Die folgende, abschließende Zusammenstellung der Wirtsarten für die drei *Dactynotus cichorii*-Formen stützt sich nur auf die eigenen Feldbeobachtungen. Pflanzen, die nach den Resultaten von Wirtswahl- und Fecundity-Test ebenfalls den Aufbau einer Kolonie für mindestens eine Generationenfolge zu gewährleisten scheinen, seien zur Ergänzung in Klammern beigelegt:

1. *D. cichorii* s.str.: *Cichorium intybus*, (*Hieracium spec.*, *Leontodon autumnalis*, *Sonchus arvensis*?);
2. *D. cichorii* : *Crepis biennis*, *virens*; *Leontodon autumnalis*,
ssp. grossus (hispidus?); *Hieracium piloselloides*, *maculatum* (et al.); *Taraxacum officinale*; (*Lapsana communis*);
3. *D. cichorii* : *Leontodon hispidus*, *autumnalis*, *hastilis*, al-
ssp. leontodontis pinus; (*Hieracium spec.*); (*Hypochoeris radicata*?).

Ungeklärt bleibt die Stellung der mysteriösen *D. cichorii carduicola* und *D. picridicola*, da weder *Carduus acanthoides* noch *Picris hieracioides* als Wirtspflanze für eine der drei untersuchten *D. cichorii*-Rassen eine größere Rolle spielen konnte. (*Picris*, die der Gattung *Leontodon* nahesteht, besitzt lediglich für *D. cichorii leontodontis* eine gewisse Wirtseignung.) Beide Blattlausformen wurden seit ihrer Entdeckung und Beschreibung durch HILLE RIS LAMBERS (1939) nie wieder gefunden.

*) "Verwilderte" Imagines aus der *D. cichorii* s.str.-Zucht besiedelten im Gartenbeet wochenlang *Hieracium pilosella*, *aurantiacum*, *brachiatum* und *piloselloides*.

V. Konstanz und Grundlagen der Wirtsspezifität.

A. Die Parasiten - Wirts - Relation im Jahresablauf.

Die bisher gebrauchte tabellarische Darstellung des Wirtsspektrums einer Blattlausform zeigt uns nur die Reaktionsnorm gegenüber einem Wirt, wie sie sich als Mittel der Ergebnisse aller mit dieser Pflanze durchgeführten Versuche ergibt. Abweichungen von dieser Norm der Parasiten-Wirts-Relation, wie sie uns z.B. im verschiedenen Befall einer Testpflanze während des Wirtswahlversuchs vor Augen treten, können in der Hauptsache auf drei Faktorengruppen beruhen:

- 1) dem Einfluß variierender Außenbedingungen (Klima),
 - 2) einer Änderung des Wirtssubstrates im Ablauf der Vegetationsperiode,
 - 3) einer Änderung in der ernährungsphysiologischen Spezialisierung des Parasiten während des Jahreszyklus.
- 1) Der Einfluß meteorologischer Umweltsbedingungen auf das Wirtsspektrum.

Das Durchführen der Versuche im Freiland läßt eine direkte oder indirekte Beeinflussung der Resultate durch variierende klimatische Außenbedingungen zu, wie sie bei der Erörterung der Versuchsergebnisse von *D. jaceae henrichi* an gegebener Stelle skizziert wurde. Vergleichen wir die Resultate mehrerer unter verschiedenen Temperaturverhältnissen durchgeführter Testserien von gleicher Versuchsdauer (Tab. 24, a gegen b), so differieren die für einen unteroptimalen Wirt gewonnenen Werte jedoch nicht nur in ihrer absoluten, sondern auch in ihrer relativen Größe zur optimalen Bezugspflanze. Die Temperaturabhängigkeit der Tiere ist also auf Pflanzen verschiedener Wirtsklasse nicht gleich groß; eine Temperaturänderung kann auf zwei qualitativ sehr unterschiedlichen Wirten sogar entgegengesetzte Effekte auslösen: Eine mäßige Erhöhung der Temperatur führt bei Tieren auf einem günstigen Substrat (*Cichorium intybus* in Tab. 24) vor allem zu einer vermehrten Larvenproduktion, auf einem ungünstigen (*Crepis biennis*) aber im wesentlichen nur zu stärkerer Aktivität (Absinken der Saugrate) und zu erhöhter Mortalität von Imagines und Larven. Dies bedeutet:

- 1) Bei ± resistenten Wirten liegt die Optimaltemperatur für die Populationsvermehrung niedriger als bei nicht resistenten.

Tab. 24: Temperaturabhängigkeit der Wirtseignung von *Cichorium intybus* und *Crepis biennis* (YM-Stadien) für aptere Virgines von *D. cichorii* s.str. (ex *Cich. intybus*) im Recundity-Test
 n = Zahl der Versuchspaare.
 p: T-Test für *Crepis biennis* (relative Werte) a = b.
 (Abkürzungen s.S. III).

Tages-temp. °C	Versuchsdauer in		n	Pflanze	Saugr.	Vit. Imag.	Fert.	Vit. Larv.	Susz.
	Tagen	°C x Std.							
a) 15 - 21	5,5 - 6,0	2200 - 2500	7	<i>Cichorium intybus</i> <i>Crepis biennis</i> abs.: rel.:	98,7 28,1 28,5	85,9 42,0 48,9	2,98 0,36 12,1	99,1 47,7 48,1	251,8 7,1 2,8
b) 11 - 16	5,5 - 6,0	1800 - 2100	9	<i>Cichorium intybus</i> <i>Crepis biennis</i> abs.: rel.:	98,5 57,3 58,2	92,4 65,6 71,0	2,12 0,48 22,6	98,8 69,9 70,7	190,7 22,1 11,6
				p:	0,0024	0,0091	0,0083	0,027	0,0041
b) 11 - 16	6,8 - 7,5	2200 - 2500	9	<i>Cichorium intybus</i> <i>Crepis biennis</i> abs.: rel.:	98,5 58,4 59,2	91,1 56,1 61,5	2,16 0,46 21,3	99,0 54,1 54,7	194,6 13,9 7,1

- 2) Die Strenge der Wirtsspezifität einer Blattlaus ist in gewissem Grade witterungsbedingt; sie erscheint bei hohen Temperaturen (und niedriger Feuchtigkeit) größer als bei tiefen.

Mit diesem Resultat läßt sich eine Beobachtung von DAHMS & PAINTER (1940) gut vereinbaren. Sie notierten bei einer Temperaturerhöhung von 7° auf 16° C in Populationen von *Acyrtosiphon pisum* auf feldresistenten Alfalfa - Sorten (*Medicago sativa*) eine Mortalitätssteigerung von 1 auf 46 %, auf nicht resistenten Sorten dagegen nur eine solche von 0,1 auf 2,2 % pro Zeiteinheit. Der effektive Unterschied zwischen den beiden Pflanzenqualitäten war also auch hier bei hohen Temperaturen größer als bei tiefen, zumal sich gleichzeitig mit der steigenden Temperatur nur die Fertilität der Virgines auf den günstigen Substraten beträchtlich erhöhte.

Bei sehr hohen, in unseren Versuchen kaum erreichten Temperaturen mag wohl auch auf einem optimalen Wirt die Saugrate stark absinken. PAINTER's (1954) Angabe, daß die Präferenzresistenzunterschiede verschiedener Sorghum-Varietäten gegenüber *Acyrtosiphon pisum* bei über 110° F (ca. 43,5° C!) abnehmen, steht also nicht unbedingt in Widerspruch zu unserem eigenen, durch zahlreiche Beobachtungen gestützten Ergebnis.

Um den Einfluß abiotischer Faktoren einzuschränken, wird die Länge der Beobachtungsperiode im Fecundity-Test nach einer bestimmten Temperatursumme begrenzt. Diese Maßnahme kann besonders der starken Temperaturabhängigkeit der Vitalitätszahlen wirkungsvoll begegnen, sie allerdings nicht vollkommen ausschalten, weil die Mortalität der Tiere - in Abhängigkeit von Aktivität, Saugrate, Transpiration usw. - keine lineare Funktion der Temperatur darstellt. Die Werte für die Fertilität ($L/q/\text{Tag}$) und auch für die Saugrate können aber durch eine Variation der Versuchsdauer praktisch nicht beeinflusst werden (Tab. 24, b und b'!). Es muß also auch jetzt noch bei wichtigen Vergleichstesten eine synchrone Versuchsdurchführung gefordert werden, um den Einfluß der klimatischen Faktoren völlig auszuschalten.

2) Die Wirtseignung in Abhängigkeit vom Entwicklungsstadium der Pflanze.

In ihrer jahreszyklischen Vegetationsperiode durchläuft die Pflanze eine Folge von Entwicklungsstadien, die stoffwechselphysiologisch durch beträchtliche Unterschiede in der Zusammensetzung des Phloemsaftes charakterisiert sind (ZIEGLER, 1956; MITTLER, 1954, 1958 b). Diese periodischen Schwankungen im Chemismus der Pflanze können bereits genügen, um ihre Suszeptibilität für ernährungsphysiologisch hochspezialisierte Insekten zu beeinflussen (vgl. PAINTER, 1951, 1958). Dies gilt nicht zuletzt auch für Blattläuse. So lieferten z.B. schon EMERY (1946) und HARRINGTON & SEARLS (1940) einige Hinweise auf die Bedeutung der physiologischen Kondition der Wirtspflanze für den Aphidenbefall, ehe KENNEDY und seine Mitarbeiter dieses Phänomen bei *Aphis fabae* und *Myzus persicae* untersuchten (KENNEDY & BOOTH, 1951, KENNEDY et al., 1950 usw.): Beim Vergleich verschiedener Blattstadien von *Evonymus* und *Beta* zeigten sich konstante Unterschiede in der Präferenz und im Vermehrungspotential der Tiere, aus denen sich folgende Qualitätsreihenfolge ergab: $Y \gg M < O$.

In unseren Versuchen mit *Dactynotus* wurde die Abhängigkeit der Wirtseignung eines Substrates von seinem Entwicklungszustand besonders in der wechselnden Befallsstärke unteroptimaler Testpflanzen im Wirtswahlversuch deutlich (Abb. 7, 12, 14). Sie läßt sich aber auch im Fecundity-Test eindeutig darstellen:

In den Jahren 1958/59 wurden mit *D. jaceae henrichi* (Stamm S₂) und einer Population von *D. jaceae* s.str. ex *Centaurea jacea jacea* (Seeon/Obb.) auf einigen *Centaurea*-Arten von unterschiedlicher Wirtsqualität Versuchsserien durchgeführt, in denen am gleichen Pflanzenindividuum fertile Triebe verschiedener Entwicklungsstadien nebeneinander getestet wurden. Die hier untersuchten Wirtsarten sind sämtlich perennierend und bilden jährlich neue Blütensprosse. Pflanzen mit einer langausgedehnten oder mehreren nicht zu scharf voneinander getrennten Blütengenerationen (*Centaurea jacea jacea*, *montana*) können in jeweils allen 4 oder wenigstens in 3 der Hauptphasen der Sproßentwicklung (YY, YM, M und O) simultan geprüft werden. Bei andern kann durch Zurückschneiden einzelner Triebe ebenfalls zur Zeit der Blüte noch starkes Sproßwachstum induziert werden.

Als Ergebnisse aus diesen Versuchen sind in Tab. 25 die Saugrate der Tiere und die Suszeptibilität der Substrate in absoluten Mittelwerten getrennt für die einzelnen Entwicklungsphasen der Sprosse

wiedergegeben. Im Gesamtdurchschnitt (YY - O) zeigen alle vier Pflanzenarten recht genau die gleiche Abstufung in der Wirtseignung, wie sie bereits für andere Populationen derselben Aphidenrassen ermittelt worden war. Die Wirtsqualität schwankt aber in Abhängigkeit vom physiologischen Alter der Substrate bisweilen recht erheblich.

Das Stadium der Reife (YM - OM) - z.B. ein Blatt nach seiner vollen Entfaltung in maximaler Assimilationstätigkeit - kann nicht nur als die "charakteristischste", sondern im allgemeinen auch als die stabilste Periode in der Entwicklung eines Organs oder Organsystems angesehen werden. Wir wollen daher die Wirtseignung eines Substrates in dieser Vegetationsphase als "typisch" bezeichnen und Qualitätsunterschiede früherer oder späterer Entwicklungsstadien als Abweichungen von diesem Grundwert abzugrenzen suchen. - Im Vergleich zu der geschlossenen Einheit eines Blattes erscheint ein ganzer apikaler Sproßabschnitt, wie er in unseren Versuchen als Wirtseinheit gewählt wurde, weniger homogen. Solange dieser aber nur ein vorwiegend vegetatives Organsystem darstellt (d.h. bis zum Öffnen der Blütenknospen und wieder im Stadium der Seneszenz, wenn die Blütenköpfe bereits abgestorben sind), sind Sproß und Einzelblatt im großen und ganzen jedoch durchaus miteinander vergleichbar. Der in der Hauptsache aus den Blättern absteigende Phloemsaft der Sproßachsenbündel unterliegt in diesen Phasen den gleichen chemischen Veränderungen wie der Saft in jedem einzelnen Blatt. Während der Blüte aber stehen den Blattläusen in den Blütenblättern auch noch völlig andersartige Gewebe zur Verfügung. Bei einer Gegenüberstellung unserer Versuchsergebnisse mit den KENNEDY'schen Ergebnissen entspricht also dem reifen Einzelblatt physiologisch am meisten das späte YM-Stadium, das neben der noch geschlossenen Blütenknospe fast ausschließlich solche Stengelblätter vereinigt (s. S. 14). In Tab. 25 werden daher die Akzeptabilität und Suszeptibilität dieses Stadiums als Vergleichsgrößen den entsprechenden Werten der drei andern Stadien (aus der gleichen Versuchsserie) gegenübergestellt und die Differenzen D der Korrelationspaare (a und b), ausgedrückt in Prozent ihrer Summe: $D = \frac{a - b}{a + b} \cdot 100$, mit Hilfe des T-Tests (PÄTAU, 1943) auf ihre Zufälligkeit geprüft (Tab. 26).

KENNEDY's Versuchspflanzen, Evonymus und Beta, müssen beide als sehr günstige Substrate bezeichnet werden, deren hohe Wirtsqualität in unseren Versuchen nur die Pflanzen der Klasse I erreichen. Nicht ganz in Übereinstimmung mit der von KENNEDY registrierten deutli-

Tab. 25: Abhängigkeit der Virulenz eines Substrates von seinem Entwicklungszustand im Recundity-Test mit apteren Virgines von *D. jaceae* s.lav.
abs. = absolute Werte; rel. = relative, auf die Mutterpflanze bezogene Werte.
Bezugsphase: YM; k = Zahl der Korrelationspaare.
p: χ^2 -Test für $D = 0$; D = Differenz zwischen Stadium x (= YI, M, O) und YM, ausgedrückt in % von (x + YM).

Pflanze	Entw.-Stadium		YM		M		O		YI - O		Mirta- kl.
	k	abs.	p	k	abs.	p	k	abs.	p	k	
<u>C. scabiosa</u>	Saugf. Susz.	8 287,8	0,33 0,22	8 286,0	99,7 273,1	0,21 0,69	8 271,7	0,46 0,58	31 269,5	100,0 100,0	I
C. j. angustif.	Saugf. Susz.	6 44,2	0,011 <0,0027	8 15,2	73,5 97,7	<0,0027 <0,0027	7 84,6	<0,0027 <0,0027	29 60,7	63,9 64,6	II
C. j. jaceae	Saugf. Susz.	6 43,8 6,8	0,011 0,026	8 1,9	59,7 19,7	<0,0027 <0,0027	7 24,5	<0,0027 <0,0027	29 13,3	50,4 4,9	III
C. montana	Saugf. Susz.	5 31,4 4,6	0,41 0,46	6 1,2	34,6 2,6	0,20 0,23	6 20,9	<0,0027 <0,0027	23 7,4	36,4 2,7	III
C. scabiosa	Saugf. Susz.	7 19,3 0,0	0,020 1,0	9 0,0	30,5 2,1	0,0040 0,035	9 17,0	0,0027 <0,0031	34 5,1	24,1 1,9	III
C. j. angustif.	Saugf. Susz.	6 96,1 231,0	0,10 0,047	6 198,3	99,8 208,2	0,64 0,42	6 202,0	1,0 0,70	23 209,9	98,8 78,5	I
C. j. jaceae	Saugf. Susz.	5 100,0 306,5	1,0 0,044	5 268,4	100,0 256,5	1,0 0,36	4 231,2	0,22 0,061	19 267,5	99,8 100,0	I
C. montana	Saugf. Susz.	4 2,9 0,0	0,13 0,58	4 0,1	6,2 0,8	0,64 0,19	4 6,2	<0,0027 <0,0027	16 1,8	9,7 0,7	III
D. jaceae s. str.											
D. j. henrichi											
Laus											

D. jaceae s.str.

D. j. henrichi

Laus

Tab. 26: Nach Wirtsqualitätsklassen zusammengefaßte statistische Beurteilung der Versuchsgruppen aus Tab. 25.
 k_t = Gesamtzahl der Korrelationsgruppen pro Wirtsklasse;
 D_t = mittlere Differenz der Korrelationspaare in Prozent ihrer Summe.
 p_t : T-Test für $D_t = 0$; $p_t' = p_{total}$ bei Beachtung der Vorzeichenverteilung.
 (Abkürzungen und Symbole s.S. III).

Kriterium	Wirts- kl.	YY — YM			M — YM			O — YM		
		k_t	D_t	$P_t (P_t')$	k_t	D_t	p_t	k_t	D_t	p_t
Saugr.	I	19	- 0,2	0,88	17	+ 0,6	0,68	18	+ 0,2	0,97
	II	6	+ 10,9	0,011	8	+ 26,8	<0,0027	7	+ 34,5	<0,0027
	III	22	+ 12,8	0,070 (0,044)	27	+ 31,8	<0,0027	26	+ 47,8	<0,0027
Susz.	I	19	+ 6,0	0,017 (<0,0027)	17	+ 0,5	0,997	18	- 2,6	0,40
	II	6	+ 49,7	<0,0027	8	+ 75,1	<0,0027	7	+ 68,3	<0,0027
	III	22	+ 17,1	0,54	27	+ 51,1	<0,0027	26	+ 85,7	<0,0027

chen Qualitätsabstufung der einzelnen Blattstadien ergibt sich aus Tab. 25 für Sprosse solcher Pflanzen lediglich eine mäßige Erhöhung der Suszeptibilität der YY-Stadien gegenüber allen andern Alterskategorien, die sich bei Zusammenfassung aller Versuche mit Pflanzen dieser Wirtsklasse als statistisch gesichert erweist (Tab. 26)*). Ein effektiver Präferenzunterschied (Saugratendifferenz) zwischen jüngeren und älteren Sproßstadien der gleichen optimalen Pflanze konnte bei unserer Versuchsmethodik jedoch nicht nachgewiesen werden. Er tritt aber - bei nicht zu großer Populationsstärke des Parasiten - im Wirtswahlversuch oft umso deutlicher in Erscheinung und äußert sich hier in einer ungleichen Blattlausverteilung zwischen den einzelnen Sprossen und Sproßteilen eines günstigen Wirtes. Diese Beobachtung finden wir für unsere Aphidenarten im Freiland vielfach bestätigt, wenn beim Initialbefall bevorzugt die noch wachsenden Triebspitzen besiedelt werden.

Im Gegensatz zu der relativ gleichmäßig hohen Wirtsqualität aller Entwicklungsstadien einer optimalen Pflanze zeigt sich im Test mit *D. jaceae henrichi* bei der zweitklassigen *Centaurea jacea angustifolia* eine deutliche Qualitätsdifferenz der einzelnen Altersphasen sogar bereits in der Saugrate (Tab. 25): Wieder liefert die Pflanze während ihres Wachstums günstigere Werte als im "ruhenden" Knospenstadium; sie werden aber von denen seneszenten Triebe sogar noch übertroffen. - Bei den geprüften Pflanzen der Wirtsklasse III wurden schließlich überhaupt nur in den Versuchen auf seneszenten Sprossen nennenswerte positive Ergebnisse notiert; das YY-Stadium erscheint hier kaum mehr gegenüber der YM-Phase bevorzugt (vgl. Tab. 26). Es braucht nicht betont zu werden, daß bei extremungünstigen Pflanzen (z.B. *Campanula* gegenüber *D. jaceae s.lat.*) selbst solche seneszenten Pflanzengewebe sich als völlig blattlausresistent erweisen.

*) Die zusammenfassende statistische Beurteilung aller Versuchsgruppen mit Pflanzen der gleichen Wirtsqualitätsklasse ergibt nach dem von PATAU (1942, 1943) beschriebenen Verfahren für die einzelnen p der Tab. 25 über die Summe der zugeordneten χ^2 -Werte ein totales p (pt) zur Sicherung der Gesamtdifferenz $\bar{D}_t$. Die Sicherung ist zum Teil noch besser, wenn auch die Vorzeichenverteilung bei den Einzeldifferenzen der Versuchsgruppen mit berücksichtigt wird (vgl. PATAU, 1943, S. 166); diese Methode fand jedoch nur in einigen kritischen Fällen Verwendung (= p_t^1)

Das Stadium der Blüte (M) nimmt im Entwicklungsablauf einer optimalen Wirtspflanze bei keiner der insgesamt durchgeführten (und nur zum Teil in Tab. 25 zitierten) Versuchsreihen eine Sonderstellung ein. Die bisweilen auffallende Konzentrierung ausgedehnter Freilandkolonien dicht unterhalb der Infloreszenzen findet in der ungestörten Entwicklung der primär vorwiegend an jüngeren Trieben angelegten Mutterkolonien ihre Erklärung. Bei andern Aphiden, z.B. *Rhopalosiphum maidis* (Fitch) auf *Zea mays* und *Sorghum vulgare*, kann allerdings auch eine effektive Präferenz allein für die Blütenstände ihrer Wirte ausgeprägt sein (WALTER & BRUNSON, 1940; HABER & GAESSLER, 1942; CARTIER & PAINTER, 1956). Für *Acyrtosiphon pisum* haben DAHMS & PAINTER (1940) in analoger Weise markante Unterschiede in der Mortalität und der Vermehrungsquote der Tiere auf vegetativen und auf blühenden Sprossen von Alfalfa nachgewiesen.

Wirtspflanzen 2. oder 3. Grades liefern im Übertragungsversuch mit *Dactynotus* mit dem Aufblühen der ersten Knospen aber zum Teil plötzlich günstigere Resultate, die jene der späten Seneszenz erreichen oder gar übertreffen können (Tab. 25 / 26). Für diese Qualitätssteigerung müssen vor allem die Blütenblätter verantwortlich gemacht werden, die als "neutrale" Gewebe in gewissem Umfange vermehrte Nahrungsaufnahme und Reproduktion gestatten. Die alleinige (wenn auch schwache) Wirtseignung der Blütenblätter von *Picris hieracoides* für *D. cichorii* s.str. und ssp. *grossus* wird noch dadurch unterstrichen, daß die an andern Stellen abgestzten und dann herumwandernden Junglarven (und auch ermattete Imagines) sich sehr häufig mit Tarsen und Tibien im Sekret der an apikalen Stengelteilen und Kelchblättern gehäuften Drüsenhaare verkleben und hier sterben.

Eine im Vergleich zu vegetativen Organen erhöhte Wirtseignung der Blütenblätter darf jedoch keineswegs generell für alle unteroptimalen Pflanzen und jede nichtspezifische Aphidenart erwartet werden. Sie gilt vor allem für *Centaurea jacea* und *scabiosa* gegenüber *D. jaceae henrichi* bzw. s.str. (Tab. 25) und *D. jaceae reticulatus*, weniger gegenüber *D. aeneus* und *montanivorus*, ferner für einige *Cirsium*-Arten, nicht aber für *Centaurea montana* (Tab. 25) und und *cyanus*, *Cichorium intybus* u.a..

Eine optimale Wirtspflanze läßt sich nach unseren Versuchen durch die relativ gleich gute Wirtseignung während der gesamten Entwicklungsperiode charakterisieren, insbesondere durch die hohe Sub-

stratqualität in der kritischen YM- (und M-) Phase. Der geringe Qualitätsabfall beim Wachstumsabschluß eines Triebes oder eines Einzelblattes reicht nicht aus, um saugende Läuse zum Abwandern zu veranlassen. Demgegenüber führen die starken, altersbedingten Qualitätsschwankungen einer zweitklassigen Wirtspflanze, die eine schematische Darstellung der Wirtseignung in Abb. 17 veranschaulicht, z.B. beim Test einer Rosette zu einer strengen Konzentration aller Tiere auf den jüngsten und gegebenenfalls auch den ältesten, vergilbenden Blättern, die auch in älteren Kolonien erhalten bleibt, weil die Tiere von den reifenden Blättern dauernd abwandern. Die Tatsache, daß bei einer recht ungünstigen Testpflanze oft nur noch für absterbende Organe eine gewisse potentielle Wirtseignung nachgewiesen werden kann, wird durch eine Beobachtung von KRONENBERG & DE FLUITER (1952) bestätigt, die für weitgehend resistente Himbeersorten lediglich einen Befall von alternden, vergilbenden Blättern durch *Amphorophora rubi* Kalt. registrierten.

Die mit abnehmender Wirtsqualität in seiner relativen Größe zunehmende Substrateignung des Seneszenzstadiums führt zu einer gewissen Qualitätsannäherung während des Alterns bei Pflanzen von sonst sehr unterschiedlicher Suszeptibilität (Abb. 17). Wenn H.J.MÜLLER (1958 b) zwischen Schlanstädter und Rastatter Ackerbohnen eine große Differenz im Resistenzgrad gegen *Aphis fabae* bei frischen, intakten Pflanzen fand als bei abgeschnittenen Pflanzenteilen, die einem beschleunigten Alterungsprozeß unterliegen, so kann dies als eine im Prinzip ähnliche Erscheinung gewertet werden (s.auch TAMBS-LYCHE & KENNEDY, 1958). In der Praxis trägt sie mit dazu bei, daß der Unterschied in der Anfälligkeit bei Pflanzen mit nur einer geschlossenen Blütengeneration im Sommer oft besonders groß erscheint, wenn sie sich im vollreifen, vorwiegend assimilatorischen Zustand befinden. Mit andern Worten, eine unteroptimale Pflanze erweist sich jetzt als maximal resistent, eine Tendenz, die nach den Ergebnissen der Tab. 24 durch die zur gleichen Zeit im allgemeinen recht hohen Temperaturen noch verstärkt wird (s. Tab. 1 und 7).

3) Die Nahrungsspezifität bei verschiedenen saisonalen Blattlausmorphen.

Auf der Suche nach einer Erklärung für das Phänomen des Wirtswechsels kam wohl zum erstenmal der Gedanke auf, die Nahrungsspezifität könne innerhalb einer Blattlauspopulation während des Jahreszyklus in ihrer Richtung und Strenge nicht immer konstant sein (s. DETHIER, 1947, S. 255). KENNEDY & BOOTH (1951, 1954) fanden bei der migrierenden *Aphis fabae* für alate Fundatrigenien vom Winterwirt *Evonymus* und für alate Exsules vom Sommerwirt *Beta* zwar überraschenderweise etwa die gleiche grundsätzliche Bevorzugung von *Evonymus* gegenüber *Beta*. Ein Vergleich der (alaten) Gynoparen mit den alaten Virginoparen (oder gar mit apteren Virgines) ergab aber doch konstante Unterschiede in der relativen Bedeutung von Pflanzenart und Pflanzenalter für die Wirtswahl, d.h. die Gynoparen zeigten eine strengere Bindung auch an physiologisch weniger günstige Altersstadien des Winterwirtes als die anderen Morphen.

Auch bei nichtmigrierenden Aphidenarten, wie unseren *Dactynotus*, ist der Gedanke naheliegend, daß die verschiedenen saisonalen Blattlausformen eine besondere physiologische Anpassung an ihre spezielle Funktion im Jahreszyklus der Laus erlangt haben. Den Fundatrices und den für die lokale Populationsausbreitung in der Hauptsache verantwortlichen geflügelten Virgines obliegt bei der Kolonienründung die Auswahl des geeigneten Substrates, während die Apteren als reine "Gebärmaschinen" in der Regel ihre Mutterpflanze nicht verlassen, also auch nicht notwendigerweise ein sehr ausgeprägtes Unterscheidungsvermögen für ihre Wirte zu besitzen bräuchten.

Wollen wir die Nahrungsspezifität bei den einzelnen Morphen von *Dactynotus* im simultanen Test vergleichend untersuchen, so liegt die Hauptschwierigkeit in der parallelen Heranzucht dieser verschiedenen Saisonformen, die ja im Jahreszyklus regulär zum Teil nur alternierend auftreten. Das Beschaffen eines gleichwertigen Tiermaterials ist in dem notwendigen Umfang und ohne beträchtlichen arbeitstechnischen Aufwand lediglich für geflügelte und ungeflügelte Virginopare leicht möglich, weshalb in ausführlicherer Weise auch nur auf die Gegenüberstellung der Alaten und Apteren eingegangen werden soll.

- a) Die Strenge der Wirtsspezifität bei ungeflügelten und geflügelten Virginoparen.

Mit dem Besitz eines funktionsfähigen Flugapparates nimmt die alate Virgo unter den parthenogenetischen Blattlausformen eine morphologische und ökologische Sonderstellung ein. Die von B. JOHNSON (1954 a, b, 1957) für junge Geflügelte zahlreicher Aphidenarten festgestellte obligatorische Phase aktiver Bewegung vor der ersten Geburt (Fliegen oder ersatzweise Laufen) trägt dafür Sorge, daß die frisch gehäuteten Alaten ihrer biologischen Aufgabe (Arealerweiterung und Gründung neuer Kolonien) auch gerecht werden. Die zusätzlichen Stirnozellen, neben den normalen Fazettenaugen der Aptereren, und besonders die erhöhte Anzahl sekundärer Rhinarien auf den Fühlern (Abb. 18), deren Sensibilität für olfaktorische Reize allerdings noch nicht nachgewiesen werden konnte (JONES, 1944; B. JOHNSON, 1956) könnte man als morphologische Anpassung zum leichteren Wiederauffinden einer adäquaten Futterpflanze nach dem Fluge betrachten. Es bleibt aber zu beweisen, ob diese verbesserte Sensorik der Geflügelten auch ein effektiv besseres Unterscheidungsvermögen zwischen spezifischen und nichtspezifischen Wirten bedingt, d.h. ob die alaten Virgines eine ungeeignete Testpflanze noch ausschließlicher ablehnen als die apteren.

Als Vergleichsmaß für die Strenge der Wirtsspezifität von Alaten und Aptereren wollen wir die Wirtseignung unteroptimaler Pflanzen für die beiden Morphen im Pecundity-Test heranziehen, weil diese Untersuchungsmethode aufschlußreichere Aussagen erlaubt als der Wirtswahlversuch und den tatsächlichen Gegebenheiten beim Blattlausbefallsflug ebenso nahe kommt. Nach der heutigen Ansicht (vgl. KENNEDY & STROYAN, 1954) erfolgt die Nahrungswahl bei den Aphiden nämlich nicht durch ein gerichtetes Aufsuchen des geeigneten Wirtes, sondern die geflügelten Virgines landen im Siedlungsflug willkürlich auf den verschiedensten Substraten, um sie erst dann durch "Probessaugen" auf ihre Wirtseignung zu prüfen; bei negativen Ergebnissen starten sie zu neuem Suchflug. Der Wahlakt ist also im Prinzip weniger ein Aussuchen eines günstigen Wirtes aus einer Reihe gleichzeitig gebotener, kontrastierender Substrate als eine Alternativentscheidung für oder gegen einzelne sukzessiv geprüfte Pflanzen. Wesentlich erscheint uns daher die Potenz der nahrungssuchenden Laus, ein notfalls wiederholt gegenübergestelltes Substrat akzeptieren zu können. Mit ausschlaggebend für den (zweifelsohne

sehr hohen) Prozentsatz an Tieren, die während der "planlosen" Nahrungssuche verloren geht, ist deren Lebensfähigkeit bei verminderter Nahrungsaufnahme. Von den im Fecundity-Test auswertbaren Kriterien verdient daher neben der Saugrate (und Fertilität) der Aptereren und Alaten ihre Vitalität noch besonderes Interesse.

Die parallelen Tests mit apteren und alaten Virgines wurden 1958/59 nach der üblichen Methode durchgeführt. Das unterschiedliche Angebot geeigneter Versuchstiere in den Stammzuchten machte ein Besetzen der Zylinder mit gleich großen Zahlen beider Morphen meist unmöglich, was den Wert der Ergebnisse allerdings nicht beeinträchtigt. Qualitätsunterschiede zwischen den Trieben einer Pflanze, die die Reaktionsdifferenzen der beiden Morphen verwischen, lassen sich wenigstens teilweise ausgleichen, wenn in einer sich direkt anschließenden Wiederholung der Versuchspaare mit reziproker Besetzung der Zylinder dieselben Triebe jetzt also gegen die andere Blattlausform getestet werden. Ganz exakt vergleichbare Wertepaare erhält man aber, wenn die beiden Morphen in einem gemeinsamen Versuchszylinder auf ihre Affinität zu dem gleichen Pflanzenteil geprüft werden. Hier lassen sich selbstverständlich nur die Saugrate und die Vitalität der Imagines getrennt registrieren. Da aber gerade diese beiden wichtigen Kriterien eine große Zahl von Versuchen zur Sicherung der Unterschiede zwischen Aptereren und Alaten verlangten, fand diese Methode wegen der beträchtlichen Arbeitersparnis trotz ihrer beschränkten Auswertbarkeit bevorzugt Verwendung.

Die Differenzen in den Ergebnissen für die ungeflügelten und geflügelten Virgines jedes Versuchszylinders (bzw. jedes Versuchspaares) werden - als Prozentzahlen von der Summe der beiden korrelierten Werte - getrennt nach Blattlausart und Wirtsqualitätsklasse der Pflanzen gemittelt und nach dem T-Test (PÄTAU, 1943) auf ihre Zufälligkeit geprüft. Die Methodik für die zusammenfassende Beurteilung aller Blattlausarten ($= p_t^!$) ist auf Seite 66 (Fußnote) erörtert.

Bei einem Vergleich der Saugratenwerte von Aptereren und Alaten auf Pflanzen der optimalen Wirtsklasse I (Tab. 27) zeigt keine der beiden Morphen eine signifikant stärkere Affinität zu diesen Substraten. Dieses Resultat deutet gleichzeitig an, daß für die jungen Alaten unserer Dactynotus-Arten jene JOHNSON'sche Phase verstärkter Aktivität nach der Imaginalhäutung nicht obligatorisch ist (Versuchsstart mit 1-4 Tage alten Virgines!); sie müßte sonst auch

Tab. 27: Die Saugrate apterer und alater Virgines von *Dactynotus spec.* auf Pflanzen verschiedener Wirtsklasse im Fecundity-Test.

n = Zahl der Versuche; $D = \frac{\text{apt.} - \text{al.}}{\text{apt.} + \text{al.}} \cdot 100$

p : T-Test für $D = 0$ bzw. für $D_I - D_{II} (III) = 0$.

$p_t' = p_{\text{total}}$ bei Beachtung der Vorzeichen von D_{1-5} und $(D_I - D_{II} (III))_{1-5}$.

Blattlaus	Wirts- klasse	n	abs.Mittel apt. al.	D	p	$D_I - D_{II} (III)$ P
1) <i>D.jaceae</i> s.str.	I	26	92,3 92,1	+ 0,1	0,88	
	II	25	46,0 42,8	+ 3,6	0,25	- 3,5 0,26
	III	64	21,2 16,9	+ 11,3	0,0060	- 11,2 0,093
2) <i>D.j.henrichi</i>	I	17	91,8 93,1	- 0,7	0,36	
	II	17	47,4 46,3	+ 1,2	0,47	- 1,9 0,27
	III	27	27,5 19,1	+ 18,0	<0,0027	- 18,7 0,0085
3) <i>D.montanivorus</i>	I	3	95,5 96,6	- 0,6	0,41	
	II	6	38,2 30,8	+ 10,7	0,16	- 11,3 0,24
	III	9	15,1 6,6	+ 39,2	0,0038	- 39,8 0,047
4) <i>D.aeneus</i>	I	6	91,8 86,7	+ 2,9	0,14	
	II	3	53,8 46,6	+ 7,2	0,23	- 4,3 0,31
	III	29	17,3 18,1	- 2,3	0,65	+ 5,2 0,65
5) <i>D.cichorii</i> s.str.	I	23	93,9 89,4	+ 2,5	0,028	
	II	24	69,7 58,4	+ 8,8	0,0034	- 6,3 0,039
	III	35	41,6 39,3	+ 2,9	0,035	- 0,4 0,83
1) - 5)	I	75	(92,8)(91,2)	+ 0,9	0,68	
	II	75	(53,6)(47,8)	+ 5,7	0,014	- 4,8 0,076
	III	164	(25,6)(21,7)	+ 8,2	<0,0027	- 7,3 0,030
				$p_t' = 0,68$		$p_t' = 0,0048$
				$p_t' < 0,0027$		$p_t' = 0,0094$

auf dem günstigen Substrat zu einer markanten Depression der Saugrate der Alaten gegenüber der der Aptereren führen. In der Tat bestätigen zahlreiche Beobachtungen, daß alate Virgines ihren Geburtsort häufig nicht verlassen und am Platz ihrer letzten Häutung ohne vorherige ausgedehnte Bewegung zu intensiver Reproduktion schreiten können.

Auf Pflanzen der Wirtsklasse II und III zeigt sich jedoch fast durchweg ein relativ stärkeres Absinken der Saugraten bei den Alaten (bei Zusammenfassung der Versuche ist die Verschiedenheit der Differenzen D_I von D_{II} bzw. D_{III} statistisch gesichert). Jetzt ist auch die Affinität der Geflügelten in ihrer absoluten Größe signifikant geringer als die der Ungeflügelten (p_t für D_{II} (III) = 0!).

Vergleichen wir in Tab. 28 für beide Morphphen die Zahlen jener Tiere, die bei Abschluß der Beobachtungsperiode von der anfänglichen Gesamtzahl (m_{ges}) noch lebten (m_{lbd}), so ergibt sich auf optimalen Pflanzen kein Vitalitätsunterschied zwischen den alaten und apteren Virgines. Mit abnehmender Wirtsqualität der getesteten Substrate aber tritt eine Differenz in der Mortalität immer deutlicher in Erscheinung und zwar dergestalt, daß sich die prozentuale Verteilung der Überlebenden mehr und mehr zugunsten der Alaten verschiebt. (Sicherung nach dem Greenwood'schen Transponierungsschluß, GEBELEIN & HEITE, 1951). Zu den gleichen Resultaten kommen wir, wenn die Vitalitätsbeiwerte von Aptereren und Alaten auf Pflanzen der verschiedenen Wirtsklassen einander gegenübergestellt werden.

Die Berechnung der Fertilität der Imagines (Tab. 29) liefert für die Alaten bereits auf Pflanzen von optimaler Wirtsqualität deutlich geringere Werte als für die Aptereren; dieser Faktor führt dann auch zu einer Depression der Suszeptibilität der Pflanzen gegenüber geflügelten Tieren im Fecundity-Test. (Die recht geringen Abweichungen in der Vitalität bei den Neonatae von apteren Virgines einerseits und von alaten andererseits ließen sich für keine Wirtsklasse statistisch sichern und spielen für die Suszeptibilitätsunterschiede nur eine untergeordnete Rolle). Für die unterschiedlichen Larvenzahlen der (gleichaltrigen) apteren und alaten Mütter ist hauptsächlich wohl die Tatsache verantwortlich zu machen, daß bei Versuchsbeginn von den apteren Imagines bereits ein größerer Prozentsatz die volle reproduktive Reife erreicht hat. Die Alaten beginnen erst am 3. oder 4. Tag nach der Imaginalhäu-

Tab. 28: Die Vitalität apterer und alater Virgines von *Dactynotus spec.* auf Pflanzen verschiedener Wirtsklasse im Fecondity-Test.
 n = Zahl der Versuche; $\overline{m}_{ges.}$ = Gesamtzahl der Virgines bei Versuchsbeginn (aus n Versuchen); $\overline{m}_{lbd.}$ = Zahl der überlebenden Virgines bei Versuchsabschluss (absolut und in Prozent von $\overline{m}_{ges.}$).
 q = Transponierungsanschlag für $\overline{m}_{lbd.apt.}$ = $\overline{m}_{lbd.al.} - 1$; 1 ; $D = \text{Vit.apt} - \text{Vit.al.} \cdot 100$;
 p: χ^2 -Test für $D = 0$ bzw. $D = D_{II} (III) = 0$.
 $\text{Vit.apt} + \text{Vit.al.}$

Blattlaus	Wirtskl.	n	Aptere Virgines		Alate Virgines		Überlbd. Virg.	Vitalitätsbeiwert		D	p	D-II (III) p
			$\overline{m}_{ges.}$	$\overline{m}_{lbd.}$ abs. %	$\overline{m}_{ges.}$	$\overline{m}_{lbd.}$ abs. %		apt. al.	abs. Mittel apt. al.			
1) D. jaceae s.str.	I	26	462	353 76,4	321	248 77,3	1: 1,012	0,31	87,7 88,2	-	0,3 0,76	+ 6,0 0,058 + 4,7 0,13
	II	25	427	181 42,4	241	129 53,5	1: 1,262	2,80	63,5 72,1	-	6,3 0,035	
	III	64	875	69 7,9	497	78 15,7	1: 1,387	5,07	53,0 58,5	-	5,0 0,0090	
2) D. j. henrichi	I	17	355	287 85,7	234	210 89,7	1: 1,047	1,43	93,7 94,3	-	0,3 0,72	+ 2,5 0,29 + 0,4 0,80
	II	17	315	158 50,2	209	116 55,5	1: 1,106	1,20	66,3 69,9	-	2,8 0,18	
	III	27	363	50 14,0	243	48 19,8	1: 1,414	2,01	58,6 59,4	-	0,7 0,54	
3) D. montanivorus	I	3	40	25 62,5	40	21 52,5	1: 0,840	0,89	78,9 86,1	-	4,4 0,29	+ 11,4 0,42 + 18,0 0,23
	II	6	79	13 16,5	49	21 42,9	1: 2,600	3,76	53,8 74,0	-	15,8 0,15	
	III	9	88	3 3,4	71	9 12,7	1: 3,735	2,55	36,8 58,1	-	22,4 0,020	
4) D. aeneus	I	6	87	41 47,1	43	17 39,5	1: 0,839	0,83	74,8 71,8	+	2,0 0,60	+ 11,4 0,065 + 6,7 0,18
	II	3	35	11 31,4	20	12 60,0	1: 1,111	2,15	69,6 84,0	-	9,4 0,028	
	III	29	438	17 3,9	183	21 11,5	1: 2,949	4,25	52,7 57,9	-	4,7 0,035	
5) D. cichorii s.str.	I	23	272	138 50,7	209	109 52,2	1: 1,030	0,31	73,6 68,5	+	3,6 0,18	+ 1,3 0,73 + 8,3 0,039
	II	24	298	64 21,5	233	51 21,9	1: 1,019	0,06	48,0 45,8	+	2,3 0,41	
	III	35	407	10 2,5	400	34 8,5	1: 3,400	5,11	32,3 35,6	-	4,7 0,087	
1) - 5)	I	75	1196	844 70,6	847	605 71,4	1: 1,011	0,44	(83,4)(82,2)	+	0,7 1,0 $\overline{p}_{+} = 1,10$	+ 5,0 0,10 $\overline{p}_{+} = 0,0063$ - 5,0 < 0,0027 $\overline{p}_{+} = 0,0041$
	II	75	1154	427 37,0	752	329 43,8	1: 1,184	2,98	(58,8)(64,1)	-	4,3 0,037	
	III	164	2171	149 6,9	1394	190 13,6	1: 1,271	7,75	(48,5)(53,6)	-	5,0 < 0,0027 $\overline{p}_{+} = 0,0041$	

Tab. 29: Die Fertilität apterer und alater Virgines von Dactynotus spec. auf Pflanzen verschiedener Wirtsklasse und die Suszeptibilität dieser Pflanzen im Recundity-Test.
 n = Zahl der Versuche; D = Differenz der Werte für Aptere und Alate in % ihrer Summe: $D = \frac{\text{apt.} - \text{al.}}{\text{apt.} + \text{al.}} \cdot 100$.
 p: T-Test für $D = 0$ bzw. für $DI - DII$ (III) = 0.

Blattlaus	Wirts- Kl.	n	Fertilität der Imagines (L/♀. Tag)			Suszeptibilität der Pflanzen			DI - DII (III) p	
			abs. Mittel	D	p	abs. Mittel	D	p		
1) D. jaceae s.str.	I	13	2,46	2,02	+ 9,8	0,22	193,8	143,1	+ 15,0	0,018
	II	10	1,61	0,88	+ 29,3	0,0086	60,7	26,1	+ 39,9	0,0068
	III	18	0,62	0,14	+ 63,2	< 0,0027	12,6	4,1	+ 50,9	< 0,0027
2) D. j.henrichi	I	10	2,54	2,12	+ 9,0	0,11	221,8	183,7	+ 9,4	0,082
	II	11	1,24	0,48	+ 44,2	0,0047	51,0	18,6	+ 60,9	0,0030
	III	16	0,77	0,25	+ 51,0	< 0,0027	16,7	4,9	+ 54,6	< 0,0027
3) D. aeneus	I	6	4,83	3,35	+ 18,1	0,084	374,0	234,6	+ 22,9	0,24
	II	3	2,16	0,21	+ 82,3	0,0078	94,2	10,4	+ 80,1	0,12
	III	15	0,53	0,02	+ 92,7	< 0,0027	1,8	0,1	+ 89,5	0,0054
4) D. cichorii s.str.	I	16	2,68	1,94	+ 16,0	0,019	236,9	174,7	+ 15,1	0,029
	II	14	0,87	0,22	+ 59,6	0,0033	28,0	8,1	+ 55,1	< 0,0027
	III	21	0,47	0,08	+ 70,9	< 0,0027	7,2	1,2	+ 72,0	< 0,0027
1) - 4)	I	45	(2,87)(2,19)	+ 13,4	0,010	(239,4)(175,6)	+ 15,4	0,0040		
			$\bar{p}_t$	< 0,0027			$\bar{p}_t$	0,0027		
	II	38	(1,27)(0,47)	+ 46,0	< 0,0027	(48,5) (16,1)	+ 50,2	< 0,0027		
	III	70	(0,59)(0,12)	+ 66,2	< 0,0027	(9,6) (2,6)	+ 57,4	< 0,0027		
									- 34,8	< 0,0027
									- 42,0	< 0,0027

tung mit dem Absetzen von Junglarven. Die Reifungsphase vor der ersten Geburt dauert hier also etwa doppelt so lang wie bei einer apteren Laus. Völlig abgeschlossen ist sie eigentlich erst nach dem Abbau der Flügelmuskulatur; sie endet also - nach einer beträchtlichen Größenzunahme des Tieres - zwangsläufig mit dem Verlust des Flugvermögens (vgl. B. JOHNSON, 1953, 1957, 1959). Die täglichen Larvenzahlen nicht mehr flugfähiger Alaten bleiben auf günstigen Wirten kaum mehr hinter denen der Apteren zurück.

Für unsere Fragestellung ist es aber vor allem wesentlich, daß auf Pflanzen der Qualitätsklassen II und III die Differenzen in der Fertilität zwischen apteren und alaten Virgines und damit auch die Suszeptibilitätsunterschiede der Pflanzen für die beiden Morphphen noch sehr viel deutlicher werden ($D_I < D_{II} < D_{III}$). Das heißt: Die relative Wirtseignung unteroptimaler Pflanzen ist für alate Virgines signifikant geringer als für aptere.

Nach den vorliegenden Ergebnissen muß den geflügelten Virgines also eine dreifache Anpassung an ihre spezielle ökologische Aufgabe zuerkannt werden:

- 1) Geringe Affinität zur unteroptimalen Pflanze (niedrige Saugrate);
- 2) lange Lebensdauer trotz geringer Nahrungsaufnahme;
- 3) Hemmung der Reproduktion bzw. Verzögerung der reproduktiven Reifung auf ungünstigen Wirten.

Daß die Unterschiede in den Saugraten von Apteren und Alaten nicht größer sind, kann nicht verwundern; schon die vergleichsweise recht hohe Wirtsspezifität der apteren Virgo müßte durchaus genügen, um unter normalen Freilandbedingungen die Gründung neuer Kolonien auf lediglich der beschränkten Anzahl der spezifischen Wirte hinreichend zu garantieren. Eine stärkere Hemmung der Nahrungsaufnahme auf einem unteroptimalen Wirt bedeutet zwangsläufig eine Vitalitätsabnahme für die "migrierende" Laus. Es stehen also zwei Tendenzen in Opposition: Um eine Koloniegründung auf unteroptimalen Wirten auszuschließen, fordert einerseits eine möglichst strenge Nahrungsspezifität die konsequente Ablehnung jeder nichtspezifischen Pflanze, während auf der anderen Seite das Nahrungsdefizit der wandernden Blattlaus zur Erhöhung ihrer Lebensdauer vorübergehend auch auf weniger günstigen Pflanzen sollte gedeckt werden können. Der realisierte Kompromiß liegt in unserem Falle so weit auf Seiten der Monophagie, daß die Verluste unter den "migrierenden"

tieren durch das Vermehrungspotential der Mutterkolonien gerade noch aufgefangen werden können.

Die längere Lebensdauer der Alaten ist zum Teil einfach eine Folge der stärkeren Chitinisierung; sie beruht aber möglicherweise auch noch auf anderen Faktoren, die hier nicht näher untersucht werden können (Abbau der Flugmuskulatur, Reservestoffe usw.).

Die auf ungünstigen Substraten besonders stark gedämpfte Fertilität verhindert eine Verschwendung wertvollen Larvenmaterials, das auf nichtspezifischen Wirtsnur geringe Entwicklungschancen besäße. Als primärer und wesentlichster Effekt muß hierbei die starke Verzögerung oder völlige Hemmung der reproduktiven Reifung betrachtet werden, wodurch gleichzeitig die Flugfähigkeit der Tiere unter Umständen auf Wochen hinaus erhalten bleibt. In dieser Tatsache zeigt sich deutlich der Antagonismus zwischen lokomotorischer und reproduktiver Aktivität bei den Aphiden (vgl. B. JOHNSON, 1957; KENNEDY, 1958 b; IBBOTSON & KENNEDY, 1959).

b) Fundatrix und Sexuales.

Die geringe Zahl von Parallelversuchen läßt keinen exakten Vergleich der Nahrungsspezifität der Fundatrix und der Sexuales mit der der apteren Virgo zu. Zahlreiche Feldbeobachtungen von "verlaufenen" Sexualweibchen, an nichtspezifischen Pflanzen saugend, deuten jedoch auf eine weniger konsequente Monophagie dieser Herbstmorphie. (Ein ovipares Weibchen von *D. cichorii* s.str. wurde 14 Stunden lang mit tief in ein Agavenblatt (YM) eingebohrtem Rüssel beobachtet; vgl. auch BÖRNER, 1952, S. 171). Für eine weniger strenge Nahrungsspezifität spricht auch - im Wirtswahlversuch - die gleichmäßigere Verteilung dieser Tiere auf den zur Auswahl gestellten Testwirten, zumal auch dann, wenn diese in dem sonst weniger günstigen YM-Stadium geboten werden. Den Männchen dagegen glaubte BÖRNER (1952, S. 15) umgekehrt sogar eine besonders starke Bindung an ihre spezifische Futterpflanze zumessen zu können. Für die Richtigkeit dieser These ergaben sich aus unseren Versuchen jedoch zumindest keine augenfälligen Anhaltspunkte.

In ähnlicher Weise geht weder aus den Resultaten der Übertragungsversuche (vgl. Tab. 1, 3, 5, 6, 7) noch aus den Ergebnissen von Wirtswahlversuchen mit Zwei- und Mehrpflanzenangebot eindeutig hervor, daß sich die erwachsenen Fundatrices durch ein besonders kritisches Unterscheidungsvermögen zwischen den einzelnen Pflanzenar-

ten auszeichnen, wie es ihnen als der ersten Blattlausgeneration im Jahreszyklus und als Stammeltern der kommenden Kolonien vielleicht zukommen könnte. Die erste, entscheidende aktive Auswahl einer geeigneten Futterpflanze trifft die Fundatrix allerdings auch nicht erst als Imago sondern bereits als frisch aus dem Winterer geschlüpfte Junglarve. Ob und inwieweit zu dieser Zeit auch nichtspezifische Nahrungspflanzen als Substrat akzeptiert werden können, soll die Transplantation solcher Junglarven auf verschiedene zur Diskussion stehende Wirtsarten zeogen. Als Beispiele seien die Versuche mit *D. jaceae* s.str. und *D. jaceae henrichi* zitiert:

Die zwischen dem 27. 3. und 3. 4. 58 täglich schlüpfenden Fundatrixlarven wurden zu je 20 - 40 Tieren an Jungtrieben oder Rosetten verschiedener Testpflanzen im Freiland eingebunden (bevorzugte Zylindertypen: Abb. 5 und 6). Die Ergebnisse der auf diese Weise während der Schlüpfzeit sukzessiv gestarteten Versuchsserien sind in Abb. 19 zusammengefaßt dargestellt. Der Verlauf der Kurven zeigt das unterschiedliche Absinken der anfänglichen Individuenzahlen mit fortschreitender Versuchsdauer auf den einzelnen Testsubstraten; die Kreise kennzeichnen die frühesten Daten der Häutung zur nächst höheren Larvenkategorie (● = Imaginalhäutung).

Bei allen Pflanzen mehr oder weniger ausgeprägt ist ein primärer Abfall der Larvenzahlen in den ersten Tagen nach Versuchsbeginn; er ergibt sich in der Hauptsache aus dem Absterben der von Anfang an geschwächten und auch auf einem optimalen Wirt nicht lebensfähigen Tiere. Nur in Versuchen mit einem extrem ungünstigen Substrat (*Centaurea montana* in Abb. 19 a) sinkt die Zahl der lebenden Larven kontinuierlich und rasch weiter ab bis zum Nullpunkt; der Kurvenzug deckt sich hier im wesentlichen mit dem der pflanzenfreien Kontrolle. Bei günstigeren Pflanzen aber nimmt die anfänglich hohe Mortalität bald beträchtlich ab, sodaß die Kurve für die überlebenden Larven ein nahezu horizontales Endniveau erreicht, das umso höher liegt und sich umso früher einzustellen beginnt, je höher die Nahrungsqualität der Pflanze für die untersuchte Laus ist. Das bedeutet, daß ein mit der Qualität der Testpflanze zunehmender Prozentsatz der übertragenen Junglarven das gebotene Substrat zu akzeptieren bzw. doch längere Zeit darauf zu leben vermag. Pflanzen der Qualitätsklasse I (und II+) lassen in dieser Zeit eine rasche Entwicklung der L_1 bis zur Imago zu. Auf weniger qualifizierten Wirten verzögert sich dagegen die Weiterentwicklung

beträchtlich (s. Häutungsdaten in Abb. 19), sodaß sich hier letzten Endes trotz der niedrigen Tageszahlen an sterbenden Tieren keine oder nur wenige Larven zu erwachsenen (meist sehr kleinen) Fundatrizen häuten können.

Bei der Kolonisierung besonders einer zweit- oder drittrangigen Futterpflanze durch die Fundatrixjunglarven lassen sich im Einzelversuch oft zwei Stufen deutlich unterscheiden: 1) Niedersetzen der Nahrung suchenden Junglarve und Heranwachsen der jetzt vorwiegend sessilen L_1 ; 2) Häutung zur L_2 und Weiterentwicklung. In der kritischen Phase vor ihrer ersten Häutung verweigert ein Teil der bereits deutlich herangewachsenen L_1 plötzlich das bisherige Substrat, um wenige Tage später nach neuerlichem, vergeblichem Nahrungssuchen zu sterben. Dieses Verhalten und die vorübergehende Steigerung der Mortalität führt auch bei der zusammenfassenden graphischen Darstellung unserer nicht synchron verlaufenden und daher von Außenfaktoren unterschiedlich beeinflussten Versuche zur Ausbildung eines mehr oder weniger deutlich erkennbaren primären Niveaus, etwa zwischen dem 5. und 15. Tag nach Versuchsstart, das dann mit oder kurz nach dem Auftreten der ersten L_2 treppenartig zum Endniveau abbricht. Die weiteren Larvalhäutungen scheinen nur noch in geringerem Maße solche Caesuren darzustellen. Erst nach der Imaginalhäutung stellen die Fundatrices wieder höhere Ansprüche an das Nahrungssubstrat, wie ja auch bei der apteren Virgo das kritischste Stadium während ihres gesamten Imaginallebens kurz nach der letzten Häutung liegt (vgl. S. 23). Junge Fundatrix-Imagines lehnen daher häufig das bisherige Notsubstrat ab und sterben, ohne ihre volle reproduktive Reife erlangt und Junglarven abgestzt zu haben.

Ob die Fundatrix unter gleichen Umständen eine prinzipiell stärkere Präferenz zu ihrer spezifischen Wirtspflanze zeigt als die aptere Sommervirgo, wie vielfach angenommen wird, muß mangels ausreichender synchroner Versuche mit den beiden Morphen dahingestellt bleiben. Sicherlich aber kommt eine absolut gesehen vielleicht strengere Monophagie der Fundatrix in der Praxis nicht so sehr zur Geltung, weil im Frühjahr bei dem günstigeren physiologischen Zustand auch der für die Laus atypischen Wirte und bei den niedrigeren Temperaturen die Qualitätsabstufungen der einzelnen Pflanzen weniger deutlich zutage treten.

Die Übertragungsversuche mit Fundatrixlarven bestätigen im großen und ganzen die Qualitätsreihenfolge der untersuchten Pflanzen

aus dem Fecundity-Test (Tab. 19). Etwas überraschend kommt höchstens die relativ geringe Sterblichkeit der L_1 auf *Carduus acanthoides* während der ersten beiden Versuchswochen. Daß für die erstaunlich hohe Lebensdauer schon der hungernden Fundatrixlarven im pflanzenfreien Kontrollversuch die niederen Temperaturen und hohen Luftfeuchtigkeitsgrade im Frühling von ausschlaggebender Bedeutung sind, wissen wir bereits von MARKKULA (1953) und SCHWARZ (1959). Es muß aber in Anbetracht der biologischen Bedeutung dieses Ergebnisses besonders hervorgehoben werden, daß die Fundatrixlarven - unter diesen begünstigenden klimatischen Bedingungen - in der Lage sind, auf einer Vielzahl atypischer Wirtspflanzen wenigstens vorübergehend Nahrung zu finden und so ihr Leben auch bei Fehlen des spezifischen Wirtes erheblich zu verlängern oder sich sogar bis zur fertigen Fundatrix zu entwickeln. Die endgültige Substratwahl für die Koloniebildung trifft die Fundatrix dann als agilere und zu Lokomotionen besser befähigte Imago.

B) Gewöhnung an ein nichtspezifisches Substrat.

Für alle bisherigen Versuche, insbesondere für den Fecundity-Test zur Aufstellung der Wirtsspektren der einzelnen Blattlausarten und -rassen, fanden als Ausgangsmaterial stets Virgines aus den Stammzuchten Verwendung, die ihre eigene Larvalentwicklung also auf dem jeweils typischen Hauptwirt erlebt haben. Da im natürlichen Biotop vielfach ausschließlich dieser Hauptwirt befallen wird, können unsere Versuchsergebnisse als charakteristisch für das normale Verhalten der Freilandlaus betrachtet werden. Die im Versuch auch auf atypischen Substraten von mäßiger Wirtseignung oft geglückte Heranzucht fertiler Imagines gibt uns jedoch die Möglichkeit, in vergleichenden Testen nachzuprüfen, ob der Art des Muttersubstrates überhaupt eine wesentliche Bedeutung für die Reaktionen der Versuchstiere zugemessen werden muß. Hier interessiert besonders das Problem der Substratgewöhnung: Wird eine unteroptimale Pflanze, die als Notsubstrat die Larvalentwicklung einer Laus ermöglichte, von diesem Tier nach der Imaginalhäutung leichter als Wirt für die Koloniegründung akzeptiert als von einer normalen, auf dem Hauptwirt aufgewachsenen Virgo?

- a) Gewöhnung der F_1 - und F_2 -Virgo an das atypische "Parental"-Substrat.

Die Ergebnisse der am meisten interessierenden Adaptationsversuche sind in Tab. 30 zusammengestellt. Ein mit homogenem Tiermaterial aus den Stammzuchten (ex Hauptwirt H) durchgeführter Fecundity-Test liefert zunächst - neben den hier nur am Rande interessierenden Daten zum Qualitätsvergleich von Hauptwirt und einem Testwirt (= Parentalgeneration P) - das Ausgangsmaterial sowohl für den Versuch V (F_1 -Imagines vom Testwirt T) als auch für die Kontrolle K (F_1 -Imagines vom Hauptwirt H). Mit beiden Gruppen von Läusen werden in korrelierten Versuchspaaren Testwirt T und Hauptwirt H auf ihre Wirtseignung geprüft, wobei Qualitätsunterschiede der Substrate von Versuch und Kontrolle weitgehend ausgeschaltet werden können, wenn bei beiden entwicklungsphysiologisch gleichwertige Teile derselben Pflanzenindividuen zum Test herangezogen werden. Analog verläuft auch die Fortführung der Versuchsreihe in der F_2 -Generation mit F_2 -Virgines vom Testwirt des Versuchs (T_V) und vom Hauptwirt der Kontrolle (H_K). Für die tabellarische Zusammenfassung der Versuche mitteln wir zunächst (gegebenenfalls) die Resultate der in Mehrzahl angesetzten gleichartigen Einzelzylinder pro Versuchsgruppe und in einem zweiten Schritt die Ergebnisse der einzelnen (k) Korrelationsgruppen zu einem (absoluten) Durchschnittswert.

Vergleichen wir in Tab. 30 a die Qualitätswerte für den Hauptwirt im Versuch und in der Kontrolle (H_V und H_K), so zeigt sich in der F_1 - wie in der F_2 -Generation die allgemein etwas geschwächte Kondition der V-Tiere (auf dem unteroptimalen Testwirt aufgewachsen) in den zum Teil beträchtlich tiefer liegenden Werten für ihre Vitalität und besonders ihre Fertilität und infolgedessen auch in der Suszeptibilität der Pflanze. Daß dabei trotz der Entwicklung dieser Tiere auf einer Fremdpflanze über eine oder zwei Generationen von einer Affinitätsminderung gegenüber dem spezifischen Hauptwirt nicht ernsthafte Rede sein kann, beweisen die für die Saugrate registrierten Werte; sie stehen in ihrer absoluten Größe denen der Kontrolle in der Regel nicht nach.

Demgegenüber steigen die Saugraten auf dem Testwirt (T_V) im Vergleich zur Kontrolle (T_K) so regelmäßig und deutlich an, daß hier durch die erhöhte Nahrungsaufnahme auch jener primäre konditionelle Nachteil der V-Tiere nicht selten mehr als kompensiert wer-

Tab. 30: Gewöhnung apterer Virgines von *Dactynotus* spec. an ein unter-
optimales Substrat (T) nach 1 und 2 Generationen.
H = Hauptwirt; T = Testwirt; V = Versuch mit Virgines ex T;
K = Kontrolle mit Virgines ex H. k = Testreihen; n = Einzelver-
suche. (Abkürzungen s.S. III.)

Laus	H	Gener	k	Wirt	V				K					
					n	Saug	Vit Imag	Fert	Susz.	n	Saug	Vit Imag	Fert	Susz.
D. jaceae s. str. (H = Cent. jaceae)	Centaur. scabiosa	P	2	T H						4	27,8	41,9	0,41	16,1
										4	100,0	94,6	3,09	291,4
		F ₁	2	T H	2	34,2 100,0	54,1 94,9	0,29 1,76	3,1 167,0	3	23,6 99,1	64,6 98,2	0,33 2,41	0,0 233,6
	Centaurae rhenana	P	2	T H						3	44,4	71,4	0,82	31,7
										3	100,0	100,0	3,61	361,0
		F ₁	2	T H	3	66,3 98,2	95,6 96,2	0,89 1,69	79,8 158,4	3	56,3 98,9	59,7 90,0	1,56 2,24	69,9 191,5
		F ₂	2	T H	2	76,3 98,3	91,6 81,1	1,23 0,61	110,3 53,1	3	25,0 100,0	38,5 95,5	0,34 2,01	7,6 186,4
	Centaurae cyanus	P	3	T H						4	45,8	63,0	0,94	32,6
										5	100,0	95,4	2,39	224,6
		F ₁	3	T H	4	92,7 99,0	84,4 97,9	1,94 1,63	158,3 151,6	4	63,1 100,0	80,7 94,8	0,79 1,70	47,6 158,5
		F ₂	1	T H	1	95,6 98,2	88,3 92,7	1,24 1,18	103,7 102,1	2	56,0 100,0	63,7 91,7	1,52 1,74	44,1 156,5
D. j. henrichi (H = Centaurea scabiosa)	Centaurea j. angustifolia	P	3	T H						6	83,7	79,3	1,40	98,8
										6	100,0	94,8	3,13	290,0
		F ₁	3	T H	5	84,7 100,0	89,7 91,2	0,60 0,61	52,9 53,2	5	59,9 100,0	64,8 82,1	2,26 3,27	129,7 260,6
		F ₂	3	T H	5	97,7 100,0	88,6 96,9	1,62 2,07	141,5 193,8	5	45,0 100,0	77,9 98,4	0,47 3,01	37,1 292,5
	Centaurea rhenana	P	3	T H						4	38,2	70,9	0,76	48,8
										4	100,0	86,2	2,34	198,3
		F ₁	3	T H	4	70,9 99,1	84,0 88,9	1,39 1,85	99,1 166,7	5	57,9 98,8	72,1 91,9	1,54 2,71	101,1 254,7
		F ₂	2	T H	3	100,0 100,0	83,9 94,8	0,54 0,58	32,1 51,6	4	33,7 100,0	39,6 88,3	0,67 4,22	21,5 358,9
	Carduus acanthoides	P	5	T H						8	59,6	77,1	1,51	102,1
										8	99,7	92,7	3,53	320,8
		F ₁	7	T H	10	92,4 98,0	89,3 89,0	1,68 1,90	128,3 165,3	12	86,5 99,9	81,5 92,4	1,61 2,44	105,0 208,4
		F ₂	5	T H	6	99,3 96,9	88,1 81,2	0,97 1,68	72,0 132,1	8	78,0 99,8	89,5 93,5	1,07 2,49	87,9 228,1
D. j. reticul. (H = C. rhenana)	Centaurea j. angustifolia	P	2	T H						4	94,7	98,1	0,77	72,6
										4	96,5	97,3	0,94	93,0
		F ₁	2	T H	2	91,6 100,0	96,9 96,7	0,90 1,00	83,5 93,3	3	94,1 98,1	86,5 89,1	0,71 1,20	59,8 106,9
		F ₂	1	T H	1	88,0 95,4	90,5 92,2	0,60 0,62	51,4 53,8	2	75,0 100,0	65,9 97,5	0,21 0,73	2,6 65,8

Tab. 30: Fortsetzung.

Laus	F	Gener.	k	Wirt	V					K				
					n	Saug	Vit Imag	Fert	Susz.	n	Saug	Vit Imag	Fert	Susz.
D. cichorii s.str.	Crepis biennis	P	3	T H						6	39,6	36,0	0,48	12,5
		F ₁	4	T H	7 7	77,7 99,6	85,4 92,8	1,46 1,91	138,6 174,5	8 7	41,2 100,0	73,3 99,1	0,90 1,98	67,2 189,1
		F ₂	3	T H	4 4	89,3 99,1	62,5 87,7	1,55 2,12	120,7 184,3	5 5	35,5 97,6	53,4 93,7	0,54 2,65	32,6 246,1
	Leontodon autumnalis	P	3	T H						6	91,1	86,0	1,09	91,2
		F ₁	3	T H	6 6	96,2 97,8	98,0 86,8	2,01 2,29	198,1 194,2	6 6	68,1 99,2	75,4 96,8	2,25 2,46	167,8 235,4
		F ₂	2	T H	4 4	98,3 98,7	98,2 97,0	2,24 2,41	220,7 234,5	4 4	86,5 100,0	87,6 97,5	1,57 2,51	133,9 243,1
	Leontodon hispidus	P	3	T H						5 5	55,3 100,0	74,6 99,2	0,75 2,21	39,9 220,0
		F ₁	3	T H	4 4	53,6 100,0	49,8 93,8	0,98 1,88	71,4 167,8	5 5	47,3 100,0	53,4 98,0	0,82 1,95	38,4 190,9
D.c. grossus	Leontodon hispidus	P	2	T H						4 3	97,9 98,8	91,7 93,7	1,77 2,89	173,5 257,2
		F ₁	2	T H	3 3	100,0 100,0	99,1 99,7	1,57 1,92	154,7 190,1	4 4	92,2 100,0	95,0 99,4	1,76 2,17	166,3 215,6
		F ₂	2	T H	4 4	84,2 99,0	90,8 95,0	1,44 2,79	135,9 263,1	4 4	97,9 100,0	96,8 87,5	1,71 3,25	165,3 277,5
	Crepis biennis	P	3	T H						5 5	79,3 98,0	66,3 98,9	1,11 2,64	74,5 259,0
		F ₁	3	T H	5 5	84,2 100,0	77,9 99,3	1,39 2,28	79,8 227,1	5 6	69,1 100,0	45,6 96,8	1,73 3,17	69,2 306,9
		F ₂	2	T H	3 3	91,4 100,0	86,3 99,9	1,86 2,60	127,9 259,4	4 4	81,8 99,4	54,5 99,6	1,82 3,04	140,2 298,7

auf nichtspezifischen Wirten aus dem Jahre 1959 zusammenfaßt.

Skizze des Zuchtverlaufs: Übertragung von Fundatrix-Junglarven zu je 20 - 50 Tieren auf Rosettenpflanzen des Testwirts und Entwicklung bis zur adulten Fundatrix unter Topfzylindern vom Typ der Abb.5). Weiterführung der gleichen Zuchten - jeweils mehrere "Fundatrix-Töpfe" der gleichen Wirts- und Blattlausart gemeinsam - im Zuchtkäfig (Abb. 1). Prüfung von Testwirt T (= Muttersubstrat) und artspezifischem Hauptwirt H im Fecundity-Test mit apteren Imagines in möglichst jeder Generation. Gleichartige Gegenversuche mit Tieren vom Hauptwirt (= T_K und H_K).

In Tab. 31 finden wir zunächst in dem hohen Prozentsatz der auf manchen nicht sehr qualifizierten Wirten aus den übertragenen L_1 -erzielten Fundatrix-Imagines unseren früheren Befund von der relativ geringen Nahrungsspezifität der Fundatrix-Larven bestätigt (S. 75 ff.). Mit der Wirtsqualität des Testsubstrates nimmt allerdings nicht nur die Zahl sondern auch die Größe und Vitalität der sich entwickelnden Imagines ab. Dies bedeutet im Vergleich zur Kontrolle zum Teil wesentlich kleinere absolute Suszeptibilitätswerte für den spezifischen Hauptwirt im Fecundity-Test ($H_V < H_K$). Dagegen ist die relative Wirtseignung des Testsubstrates ($T_V : H_V$) in der Regel bereits für die adulte Fundatrix (= 1. Generation auf dem Testwirt) gestiegen gegenüber den Vergleichsdaten für die "normalen" Kontrolltiere ($T_K : H_K$).

Die geplante Weiterführung der Kulturen während der gesamten Jahressaison bis zum Auftreten der Sexuales im Herbst gelingt leider nur auf den günstigsten Testpflanzen der Qualitätsklasse I (und II+), deren Wirtseignung ohnehin auch im Kontrollversuch nicht allzu sehr hinter der des spezifischen Hauptwirtes zurückbleibt. Die Gewöhnung der Läuse an solche Testwirte (*Leontodon autumnalis* in Tab. 31) geht dabei so weit - und das bereits bei den ersten Generationen -, daß jene Pflanzen den Hauptwirt als Substrat vollwertig ersetzen können aber auch jederzeit noch gegen ihn austauschbar sind. Allerdings bleibt die Vitalität der Dauerkulturen auf den nichtspezifischen Wirten auch jetzt noch fast durchweg hinter der Stammzucht auf dem Hauptwirt zurück.

*) Diese Zuchten zeigen besonders schön die mit abnehmender Wirtsqualität des Substrates immer strengere Konzentrierung der Tiere auf den jüngsten Rosettenblättern, während auf dem optimalen Hauptwirt erst wieder die adulte Fundatrix auf die jüngsten Blätter überwechselt (vgl. S. 68).

Tab. 31: Adaptation von *Dactynotus cichorii* s.lat. bei Dauerzucht (ex ovo) auf einem nichtspezifischen Wirt (T). Entwicklung der Fundatrixlarven. Absolute Suszeptibilität von Testwirt (T_V) und Hauptwirt (H_V) im Fecondity-Test mit apteren Imagines ex Testwirt. H_K (T_K) = Suszeptibilität des Hauptwirtes (Testwirtes) für Tiere ex Hauptwirt (= Kontrolle).

$$D = \frac{T_V}{T_V + H_V} - \frac{T_K}{T_K + H_K}$$

 L = Zahl der übertragenden Fundatrix-Junglarven;
 F = Erzielte Fundatrix-Imagines in Prozent von L.

Blattlaus	Wirt	Wirts- klas- se	L	F	Absolute Suszeptibilität					
					Fundatrix T_V/H_V	Virgo1 T_V/H_V	Virgo2 T_V/H_V	Virgo3 T_V/H_V	Virgo4 T_V/H_V	D
D.cichorii s.str.	Cich.intybus	I	449	78,0	($H_K = 165,4$)	($H_K = 181,5$)	($H_K = 286,5$)	($H_K = 331,7$)	($H_K = 256,4$)	
	Leontodon autumnalis	I	319	66,9	$\frac{117,6}{125,3} + 3,2$	$\frac{140,3}{168,8} + 8,7$	$\frac{101,8}{153,1} - 4,2$	$\frac{158,7}{174,0} + 6,6$	$\frac{206,2}{194,0} + 8,8$	
	Leontodon hispidus	II	477	14,3	$\frac{67,1}{113,6} + 27,7$	$\frac{34,1}{72,9} + 18,5$	$\frac{41,0}{83,5} + 12,9$			
	Crepis biennis	II	468	26,1	$\frac{46,8}{69,6} + 1,0$	$\frac{16,4}{78,1} + 3,4$				
D.cichorii grossus	Crep.biennis	I	273	78,4	($H_K = 226,6$)	($H_K = 338,9$)	($H_K = 240,5$)	($H_K = 385,7$)	($H_K = 185,3$)	
	Cichorium intybus	III	281	8,5	$\frac{15,0}{125,9} - 2,4$					
	Leontodon autumnalis	I	190	86,8	$\frac{189,8}{231,0} + 4,7$	$\frac{195,6}{216,2} + 6,2$	$\frac{231,2}{222,6} + 11,8$	$\frac{204,7}{242,5} + 1,3$	$\frac{136,4}{124,8} + 7,1$	
	Leontodon hispidus	II	251	47,0	$\frac{162,5}{200,1} + 1,3$	$\frac{58,7}{105,4} + 1,1$	?			
D.cichorii leonto- dontis	L.hispidus	I	125	69,6	($H_K = 208,2$)	($H_K = 211,1$)	($H_K = 306,9$)	($H_K = 297,3$)	($H_K = 235,1$)	
	Crepis biennis	II	108	21,3	$\frac{30,8}{160,5} + 3,0$	$\frac{12,5}{65,2} + 10,4$				

Bei Zuchten auf einem Testwirt von geringerer Qualität ließ sich eine im Laufe der Generationen fortschreitende Gewöhnung der Tiere auf das für sie atypische Substrat in den meisten Fällen nicht durchführen. Nach anfänglicher Steigerung der relativen Wirtseignung des Substrates bis höchstens zur 3. Aphidengeneration ($=V_2$) nimmt die Vitalität der Tiere so weit ab, daß sich die geschwächten und sehr kleinen Imagines im Fecundity-Test zwar noch auf dem Hauptwirt einigermaßen erholen, aber auf dem Testwirt trotz möglicherweise höherer Saugraten noch weniger ihre reproduktive Reife erreichen als die kräftigen Kontrolltiere (vgl. auch F_1 in Tab. 32 a und in Abb. 21 a). Die Folge hiervon ist oft ein Wiederabsinken der relativen Wirtseignung des Testsubstrats. Gleichzeitig kommen die Kulturen in den Zuchtkästen zum Erliegen. Es muß hier offen bleiben, welchem Faktor die Hauptverantwortung an dem Niedergang und Aussterben der anfangs florierenden Zuchten auf solchen Wirten zukommt, den allgemein sich verschlechternden Zuchtbedingungen (Eintritt der Pflanzen in ungünstigere Stadien, Witterung), einer Änderung in den physiologischen Ansprüchen der Laus oder der akkumulierenden Wirkung einer ungünstigen stofflichen Komposition der Testpflanze (Insuffizienz an essentiellen Nährstoffen, toxische Substanzen usw.; vgl. Diskussion).

Einige wenige Versuche mit Übertragung von Fundatrixlarven aus Wintereiern von Sexuales, die bereits auf dem gleichen Testwirt aufgewachsen waren, brachten keine günstigeren Resultate.

c) Umstimmung der Nahrungsspezifität bei der Zucht auf einem Fremds substrat.

Die Ergebnisse zweier einzelner Adaptationsversuche, die sich bisher nicht reproduzieren ließen, fallen so vollkommen aus dem Rahmen, daß sie eine gesonderte Darstellung verdienen; sie sind nicht in die zusammenfassende Tab. 30 und in Abb. 20 miteinbezogen. Bei einer Dauerzucht von *D. jaceae henrichi* auf *Centaurea jacea angustifolia* (Tab. 32 a) endet die Adaptation - nach anfangs sehr zögernder Entwicklung der Kultur (F_1 !) - nicht mit der sonst allenfalls notierten Angleichung der Wirtsqualität an die des Hauptwirtes. Nach einer Krise für den Populationsbestand in der 4. Filialgeneration nimmt vielmehr auch die Wirtseignung des vorher bevorzugten Hauptwirtes *Centaurea scabiosa* konstant bis zum Nullpunkt

Tab. 32: Umstimmung der Nahrungsspezifität von *D. jaceae henrichi* bei Dauerzucht auf *Centaurea jacea* und *Carduus acanthoides*. (Einzelversuche).

H = Hauptwirt *Centaurea scabiosa*; T = Testwirt;

V = Versuch mit apteren Virgines ex T;

K = Kontrolle mit apteren Virgines ex H (H_K);

() = Kontrolle mit Virgines ex H_V ;

n = Zahl der Einzelversuche. (Symbole s.S. III).

a) Versuch S₁ 20/2/1958.

T = *Centaurea jacea angustifolia*; T' = *Centaurea jacea jacea*

Datum	Genera- tion	Wirt	Sta- dium	V		K	
				n	abs. Susz	n	abs. Susz
12.5.	P (Fund.)	H	YY			3	228,6
		T	YY			2	111,1
		T'	YY			2	0,0
2.6.	F ₁	H	YY	2	52,9	2	382,9
		T	YY	2	10,4	2	216,1
		T'	YY	2	0,0	3	1,6
18.6.	F ₂	H	Y	2	235,8	2	329,7
		T	YY	2	159,6	3	28,8
		T'	Y	2	6,1	2	0,0
8.7.	F ₃	H	YY	1	146,7	2	301,0
		T	Y	1	105,5	2	0,0
19.7.	F ₄	H	Y	1	57,6	2	248,4
		T	YY	1	76,7	2	19,2
		T'	YY	1	5,3	1	0,0
8.8.	F ₅	H	M	2	12,7	3	121,2
		T	M	2	107,8	3	2,6
		T'	YY	2	92,1	3	2,7
26.8.	F ₆	H	M	2	2,1	3	201,0
		T	M	2	112,4	2	34,1
		T'	YY	2	86,5	2	0,8
11.9.	F ₇ (Sp.)	H	YM	3	0,0	2	287,2
		T	M	3	135,9	2	139,7
		T'	YM	3	125,3	2	37,5
19.9.	F ₈ (Sp.)	H	O	4	0,0	2	286,8
		T	O	2	91,9	4	189,9

b) Versuch S₁ 40/67/1957. T = *Carduus acanthoides*.

3.8.	P (V ₅)	H	Y			2	351,4
		T	YM			3	68,7
21.8.	F ₁	H	M	3	15,9	3	173,5
		T	M	2	314,8	2	42,6
11.9.	F ₂	H	YM-O	5	0,0	5 (1)	197,9 (283,1)
		T	M	3	236,2	3 (1)	65,2 (86,5)

ab, während sich die Affinität der Laus zum nichtspezifischen Substrat weiter festigt. In der graphischen Darstellung (Abb. 21 a) kommt diese völlige Umstimmung in der Nahrungsspezifität der Versuchstiere noch prägnanter zum Ausdruck.

Das gleiche Phänomen wiederholte sich in einem weiteren Einzelversuch mit derselben Blattlausrasse (Tab. 32 b, Abb. 21 b). Die "Umprägung" von *Centaurea scabiosa* auf die zweitklassige *Carduus acanthoides* erfolgte hier jedoch nicht langsam und kontinuierlich sondern plötzlich, fast von einer zur andern Generation und ohne kritische Zwischenperiode. Bei der Rückübertragung der durchweg sehr kräftigen F_1 -Virgines ex *Carduus* gelang nur noch wenigen Individuen, diesen aber offensichtlich ohne besondere Schwierigkeit, die Rückkehr auf den artspezifischen Wirt; ihre Nachkommen verhielten sich normal (= Kontrollversuch K' in der F_2 -Generation, Zahlenwerte in Klammern). Bereits in der zweiten Filialgeneration scheiterte der Versuch der Rückübertragung aber ähnlich vollkommen wie die Transplantationsversuche der typischen *D. aeneus* vom Hauptwirt *Carduus* auf *Centaurea scabiosa*.

Es muß ergänzend erwähnt werden, daß bei Versuch a der Tab. 32 die Affinität zu dem neuen Substrat mit der holozyklischen Überwinterung (nach Inzucht) offenbar nicht verloren ging. Aus den allerdings nur in geringer Zahl angesetzten Junglarven entwickelten sich jedenfalls nur auf *Centaurea jacea* adulte Fundatrices; die Kolonie erlosch jedoch wenig später infolge eines technischen Fehlers.

d) Adaptationsversuche über einen Zwischenwirt.

Bei dem in Tab. 32 a registrierten Versuch steigt während der Dauerzucht von *D. jaceae henrichi* auf *Centaurea jacea angustifolia* mit der Wirtseignung dieses Substrates auch die Affinität der Tiere zu der normalerweise streng abgelehnten, drittklassigen *Centaurea jacea jacea*, dem neben *C.j. angustifolia* spezifischen Hauptwirt von *D. jaceae* s.str. (= T' in Tab. 32 a und Abb. 21 a). Dies sollte jedoch das einzige positive Resultat bleiben beim Versuch, über einen geeigneten Zwischenwirt eine Brücke zu einem entfernteren Substrat zu schlagen. Zur Durchführung umfangreicher Versuche solcher Art hatte nicht zuletzt der Bericht von JACOB (1949) über seine Transplantationen von *Aphis sambuci* L. ermuntert: Tiere aus ein und derselben Kolonie ließen sich vom Winterwirt *Sambucus niger* ohne wei-

teres auf die Sommerwirte *Rumex spec.* und *Lychnis alba* übertragen; waren sie dann aber einmal auf den einen Wirt *Rumex* geprägt, schlugen direkte Übertragungsversuche auf *Lychnis* unter Umgehung der Zwischenstation *Sambucus niger* fehl.

In unseren eigenen Versuchen boten sich als Zwischenwirte, auf denen die einseitige Prägung auf ein Substrat aufgehoben und die Blattläuse quasi neutralisiert werden sollten, bei *D. jaceae* s. lat. besonders *Centaurea phrygia*, bei *D. cichorii* s. lat. *Leontodon autumnalis* an. Beide Pflanzen werden von nahezu allen Vertretern der entsprechenden Aphidengruppe als erstklassige Wirte akzeptiert. Bei einer Zucht auf diesen neutralen Pflanzen, selbst über viele Generationen, ging jedoch weder die spezifische Affinität einer Laus zu ihrem jeweiligen Hauptwirt verloren, noch konnte auch nur in einem einzigen Falle auf diese Weise eine statistisch sicherbare Steigerung der Wirtseignung anderer nichtspezifischer Pflanzen - gegenüber den Resultaten bei Direktübertragung vom Hauptwirt - erzielt werden.

C) Künstliche Art- und Rassenbastardierung.

Die Ergebnisse der Adaptationsversuche und hier insbesondere die beiden Fälle einer gelungenen totalen "Umprägung" einer Laus von einem Substrat auf ein anderes stellen die genetischen Grundlagen der Nahrungsspezialisierung mancher der untersuchten Aphidenarten und -rassen in Frage. Gleichzeitig wird damit auch der taxonomische Status dieser Tiere selbst erschüttert, der ja vielfach in erster Linie auf der verschiedenen Nahrungsspezialisierung basiert. Eine Klärung über die spezifische Selbständigkeit der einzelnen Blattlausformen versprechen nur kontrollierte Bastardierungsversuche.

1) Das Paarungsverhalten der Sexuales.

Das Paarungsverhalten der Aphiden ist sehr wenig komplex. Das *Dactynotus*-Weibchen ist bereits kurz nach der Imaginalhäutung kopulationsfähig und erwartet, auf einem günstigen Substrat saugend, das begattende Männchen. Während dieser Zeit nimmt das Abdomen des Tieres beim Heranreifen der Eier an Größe beträchtlich zu und wird in gleichem Maße zusammen mit den Hinterbeinen immer weiter von der Unterlage abgespreizt (Abb. 22 a, b). Das kopulationswillige Männchen

(frühestens 36 Stunden nach der letzten Häutung) "erkennt" das Weibchen aus kaum mehr als 1 cm Entfernung. Es besteigt den Partner und versucht, dessen Genitalöffnung zu finden, indem es unter stetigem, alternierendem Schlagen der Fühlergeißeln mit gekrümmtem Hinterleibsende (bei noch eingestülptem Penis) das Abdomen des Weibchens, bei negativem Erfolg auch den Kopf abtastet. Das Weibchen reagiert auf das Aufsteigen des Männchens meist mit mehr oder weniger intensivem, ruckartigen, seitlichen Schwenken des erhobenen Hinterleibs.) Gleichzeitig versucht es - häufig mit Erfolg - den Reiter mit Hilfe der Hinterbeine herabzustoßen, erleichtert diesem aber andererseits durch das betonte Aufstellen des Abdomens die Kopulation. Die Abwehrbewegungen des Weibchens und das Fühlerschlagen des Männchens hören nach dem gelungenen Einführen des schlauchförmigen Penis sofort auf; beide Partner verhalten sich während der 5 - 10 Minuten dauernden Kopula ruhig. Während des Begattungsaktes löst das saugende Weibchen nur selten den Rüssel aus dem Pflanzengewebe.

Ob die Drüsen an den verdickten Hintertibien der Weibchen eine Bedeutung für die Paarung besitzen (etwa stimulierender olfaktorischer Reiz auf das Männchen während der "Abwehr"bewegung) ist ungewiß. Eine ausschlaggebende Rolle für das Sichfinden der Geschlechter kommt ihnen aber sicherlich nicht zu. Das kopulationsbereite, aktive Männchen ist in der Wahl seiner Partner jedenfalls durchaus nicht wählerisch. Ernsthaftige Paarungsversuche mit parthenogenetischen Weibchen (die sich heftiger wehren), mit älteren Larven oder gar mit anderen Männchen sind häufig; gelegentlich lösen sogar ein abgebrochener Blattstiel und ähnliche organische oder anorganische Fragmente Begattungsversuche aus. Diese doch recht undeutlichen "Vorstellungen" des Blattlausmännchens von seinem Partner, das wenig komplizierte Paarungsverhalten und das Fehlen einer spezialisierten Genitalarmatur bei beiden Geschlechtern lassen interspezifische Kopulationen durchaus möglich erscheinen.

Nach erfolgreicher Kopula halten die vorher hochbeinig sitzenden Weibchen ihren Hinterleib wieder nahe der Unterlage, wehren

*) Das seitliche Schwenken des Abdomens und der abgespreizten Hinterbeine ist auch bei Virgines und deren Larven oft zu beobachten, eine Abwehrreaktion, die beispielsweise beim Angriff eines Parasiten von einer Einzellaus ausgehend die ganze Kolonie ergreifen kann und dann zu auffallenden synchronen Bewegungen führt (s. TAYLOR, 1950). Sie können auch künstlich leicht ausgelöst werden durch schnelles Bewegen eines Gegenstandes in mäßiger Entfernung von der Kolonie, durch Erschüttern der Futterpflanze usw..

aber neue Paarungsversuche von Männchen, die zwischen begatteten und unbegatteten Tieren nicht zu unterscheiden wissen, nicht stärker als vorher ab. Ältere Weibchen aber wandern bald nach der ersten Kopula von der Wirtspflanze basalwärts ab und beginnen mit der Ablage der wenigen Eier ($1\frac{1}{2}$ bis $1\frac{1}{2}$ Dutzend), die sie bevorzugt einzeln an feinen Pflanzenteilen in Bodennähe, an Grashalmen usw., ankiten. Eine Wiederholung der Kopula nach Beginn der Eiablage wurde nicht mit Sicherheit beobachtet. Unbegattete Weibchen bleiben oft wochenlang am Leben, legen aber nur in Ausnahmefällen kurz vor ihrem Tod wenige unbefruchtete Eier ab; diese erfahren nicht den normalen Farbwechsel von leuchtend gelbgrün nach lackschwarz, sondern schrumpfen wie andere während der Entwicklung absterbende Eier bald ein und trocknen aus.

2) Methodik der Kreuzungsversuche.

Kreuzungsversuche zwischen verschiedenen Arten oder Rassen können selbstverständlich nur dann durchgeführt werden, wenn die Sexuales beider Formen im Herbst synchron auftreten. Diese Voraussetzung ist aber selbst bei unseren nahe verwandten *Dactynotus*-Arten nicht immer gegeben. Unter Freilandbedingungen wird man in der Umgebung Münchens die Hauptmasse der bisexuellen Morphen von *D. montanivorus* sowie von *D. cichorii* ssp. *grossus* und ssp. *leontodontis* bereits Ende August antreffen, die aller andern untersuchten Formen aber erst 1 oder 2 Generationen später, also ab Ende September bis in den November und Dezember (MOSBACHER, 1959). Dieser Unterschied ist spezifisch und keineswegs allein nahrungsbedingt, wie bei der Zucht der drei *D. cichorii*-Formen auf dem neutralen Wirt *Leontodon autumnalis* leicht nachgeprüft werden kann. Nach LEES (1959, 1960 a, b) u.a. ist das Erscheinen der Sexuales allerdings auch wesentlich von der Belichtungszeit und den Temperaturverhältnissen abhängig; es kann also ohne weiteres beschleunigt oder verzögert werden. In unserem Falle genügt bereits kurze Zusatzbeleuchtung bei einigen Topfkulturen im Labor, um auch bei Arten wie *D. montanivorus* neben den Sexuales noch eine genügende Zahl von (meist sexuparen) Virgines zu erzielen und so den Jahreszyklus zu verlängern.)

*) *D. cichorii* s.str. ließ sich bei Zimmertemperatur (ca. 18°C) und unter Langtagsbedingungen auf Rosetten von *Cichorium intybus* ohne weiteres anholozyklisch überwintern, wobei besonders die Zahl der Sexualweibchen zugunsten von Virgines beschränkt blieb.

Voraussetzung für die Kreuzungsexperimente ist die getrennte Aufzucht von Männchen und garantiert noch unbegatteten Sexualweibchen. Da eine sexupare Mutterlaus, z.B. von *D. cichorii*, sowohl männliche als auch weibliche Tiere (neben parthenogenetischen Weibchen) gebären kann, müssen die Sexuales für solche Isolationszuchten im Larvenstadium aus den Stammkolonien ausgelesen werden. Bei den Vertetern der *D. cichorii*-Gruppe ist das Trennen der grün gefärbten Männchenlarven von den dunkelbraunen Larven der oviparen (oder viviparen) Weibchen bereits im L₁-Stadium sehr einfach; die Männchen der untersuchten Uromelan-Arten können dagegen erst im 3. oder 4. Larvalstadium aufgrund ihrer geringeren Größe und der heller braunen (bis olivbraunen) Farbe, besonders aber wegen der jetzt deutlich ausgebildeten Flügelscheiden von gleichaltrigen (stets flügellosen) Sexualweibchen mit Sicherheit unterschieden werden.

Für die künstlichen Artbastardierungen haben sich zylindrische "Filmdöschen" aus durchsichtigem Zelluloid von 3,5 x 4 cm Größe mit perforiertem Deckel bestens bewährt. Sie werden mit bis zu 20 adulten Sexualweibchen und etwa 10 Männchen besetzt und mit Teilen der Hauptfutterpflanze des Weibchens oder beider Tiere beschickt. Die geringere Zahl der Männchen, die auch in den Mutterkolonien in der Regel in der Minderheit auftreten, wird leicht dadurch aufgewogen, daß ein männliches Tier oft schon wenige Minuten nach dem Lösen einer Kopula erneut begattungsfähig und -willig ist. Die allgemeine Paarungslust der Männchen läßt sich durch mehrtägiges Isolieren nach der letzten Häutung noch erheblich steigern, ihre momentane Aktivität besonders auch durch vorübergehendes Entfernen sämtlicher Pflanzen aus dem Kopulationsraum. Auf diese Weise werden oft innerhalb weniger Stunden alle eingesetzten Weibchen zum Teil sogar mehrfach hintereinander begattet.^{*)}

Männchen und Weibchen bleiben bis zu ihrem Tode im Kopulationsbehälter, an dessen Wand und Deckel, aber auch an den eingebrachten und mehrfach zu erneuernden Pflanzenteilen die Eier bereitwillig abgelegt werden. Zur Überwinterung werden die Kopulationsdös-

*) Bei der Erektion des Penis eines Männchens, auch wenn diese nicht zur Kopula führt, werden andere in 1 - 2 cm Entfernung ruhende Männchen - vermutlich auf olfaktorischem Wege - zu höchster Aktivität angeregt und suchen jetzt bevorzugt mit dem bereits vereinten Paare oder mit gleichgeschlechtlichen Tieren zu kopulieren. Ist die Zahl der Männchen in einem kleinen Behälter zu groß, so führt dieses Verhalten zu wilden Knäueln von männlichen Tieren, die sich gegenseitig zu begatten suchen, während benachbarte Weibchen unbeachtet bleiben.

chen mit ihrem Pflanzeninhalt an einem geschützten Ort im Freien deponiert und bei Schneefall mit einer Schneeschicht abgedeckt.

3) Kreuzung der Parentes und Entwicklung der Eier.

Bastardierungsversuche zwischen verschiedenen Arten und Rassen der Gattung *Dactynotus* wurden in den Herbstmonaten 1957 und 1958 durchgeführt; die Paarungsarten sind aus Tab. 33 ersichtlich. Die Tabelle führt mit *D. (D.) picridis* F. aus der *D. cichorii*-Gruppe (Hauptwirt: *Picris hieracioides*) und *D. (D.) sonchi* (Hauptwirte: *Sonchus arvensis*, *oleraceus* und *asper*) zwei noch nicht genannte *Dactynotus*-Arten auf. Beide müssen als recht streng monophag betrachtet werden; lediglich *D. picridis* besitzt neben dem spezifischen Hauptwirt in *Leontodon autumnalis* (Wirtsklasse I - II) und *Hypochoeris radicata* (Wirtsklasse II - III) noch Substrate von einer gewissen potentiellen Wirtseignung. Alle andern für *D. cichorii* diskutierten Pflanzen (s. Tab. 20 - 22) werden streng abgelehnt! *D. sonchi* ist außerdem durch seine flügellosen, schwarzbraunen Männchen charakterisiert, die sich also von den grüngefärbten, alaten Männchen der andern hier aufgeführten hellschwänzigen *Dactynotus*-Arten deutlich unterscheiden. Trotzdem sind reziproke Kopulationen zwischen *D. sonchi* und *D. cichorii* leicht zu erreichen und zwar nicht nur im pflanzenfreien Kopulationsbehälter sondern auch auf der spezifischen Futterpflanze des jeweiligen Weibchens oder Männchens. Dieses Ergebnis zeigt, mit welcher Skepsis BÖRNER's Angabe betrachtet werden muß, daß die Männchen der Aphiden weibliche Tiere auf einem atypischen Substrat prinzipiell nicht begatten (BÖRNER, 1952, S. 15). Die weitere These des gleichen Autors, bezogen auf ein Beispiel von *Yezabura* (= *Dysaphis* CB), daß die Männchen außerdem auch auf dem eigenen, spezifischen Wirt sitzende fremde Weibchen der gleichen Gattung von arteigenen wohl zu unterscheiden wüßten und nicht begatten, konnte zum Teil schon STROYAN (1959, S. 686) widerlegen. Er beobachtete auf dem gemeinsamen Winterwirt *Crataegus spontanea* Kreuzungen von *Dysaphis kunzei* ♀ x *crataegi* ♂, allerdings in Abwesenheit von *Crataegi*-Weibchen. Ein Versuch mit *D. jaceae henrichi*-Männchen im pflanzenfreien Kopulationsraum mit in Größe und Färbung einander sehr ähnlichen Weibchen von *D. jaceae henrichi*, *D. jaceae* s.str. und *D. montanivorus* brachte keine Bevorzugung einer dieser drei Arten weder in der Zahl der Kopulationsversuche noch in der der geglückten mehrminütigen Paarungen.

Tab. 33: Künstliche Art- und Rassenbastardierung in der Gattung *Dacty-*
notus. Selbstung der Eltern: Diagonale von links oben nach
rechts unten.

E/q = Zahl der abgelegten Eier pro Weibchen; E_t = Zahl der ab-
gestorbenen Eier 6-8 Wochen nach der Ablage in Prozent;

I = Zahl der ausschüpfenden Fundatrix-Larven in Prozent der
Eizahlen; () = keine adulten Fundatrices erzielt.

Männchen Weibchen		<i>D. jaceae</i> s.str.	<i>D. j.</i> <i>henrichi</i>	<i>D. j.</i> <i>reticulatus</i>	<i>D. aeneus</i>	<i>D. minor</i>	<i>D. montani-</i> <i>vorus</i>	<i>D. cichorii</i> s.str.	<i>D. c. leonto-</i> <i>donis</i>	<i>D. picridis</i>	<i>D. sonchi</i>
<i>D. jaceae</i> s.str.	E/q	9,14	7,19	6,37	4,52	3,34	3,06	1,13	0,77		
	E _t	22,7	24,7	50,9	46,9	40,4	38,3	65,4	100,0		
	L	72,4	70,3	37,1	(13,1)	50,8	(12,7)	(8,1)	(0,0)		
<i>D. j.</i> <i>henrichi</i>	E/q	6,60	14,05	4,36	3,82	6,67	4,09	0,39	0,16		
	E _t	18,7	10,4	32,7	66,9	50,4	48,2	25,8	88,6		
	L	68,6	76,5	54,6	(10,2)	(22,3)	(19,8)	(0,0)	(0,0)		
<i>D. j. reti-</i> <i>culatus</i>	E/q	6,36	4,21	4,95	3,36			0,50			
	E _t	28,2	19,1	30,8	65,3			100,0			
	L	47,8	62,0	49,1	24,7			(0,0)			
<i>D. aeneus</i>	E/q	4,41	6,81	5,54	8,81		1,12	0,10			
	E _t	35,4	49,6	11,5	39,5		61,7	100,0			
	L	48,0	31,4	64,5	53,0		(11,4)	(0,0)			
<i>D. minor</i>	E/q	2,34	3,42			3,53					
	E _t	72,8	44,1			40,0					
	L	(15,3)	(36,6)			48,6					
<i>D. monta-</i> <i>nivorus</i>	E/q	4,10	2,88		0,28		8,57				
	E _t	28,0	26,4		100,0		17,8				
	L	(34,9)	(21,2)		(0,0)		73,3				
<i>D. cicho-</i> <i>rii</i> s.str.	E/q	0,29	0,90		0,55			8,90	4,09	5,54	1,12
	E _t	47,5	87,8		75,0			22,1	12,8	34,9	77,6
	L	(6,1)	10,3		(2,0)			69,7	65,4	38,2	(0,0)
<i>D. c. leon-</i> <i>todontis</i>	E/q	0,12	0,22					4,35	6,87		0,36
	E _t	38,4	77,8					10,7	16,6		74,4
	L	(0,0)	(0,0)					78,8	63,9		(0,0)
<i>D. picri-</i> <i>dis</i>	E/q							1,47		4,72	
	E _t							50,3		7,9	
	L							(13,4)		60,4	
<i>D. sonchi</i>	E/q							0,68	0,43	0,55	7,12
	E _t							88,4	90,7	76,3	16,3
	L							(5,9)	(0,0)	(0,0)	68,8

Obwohl also unter den gegebenen Versuchsbedingungen auch die Kopulationen zwischen zwei sich nicht allzu nahe stehenden Partnern anscheinend normal verlaufen, ergeben sich doch sehr markante Unterschiede in der Zahl der nach der Kopula abgelegten Eier (Tab. 33). Sie nimmt generell mit dem Grad der Verwandtschaft der beiden Partner ab; sie ist also bei Selbstungen am größten, bei Kreuzungen zwischen Weibchen und Männchen aus verschiedener Untergattung (*Dactynotus* s.str. x *Uromelan*) am niedrigsten. Über diese allgemeine Feststellung hinaus lassen sich aus der Zahl der Eier im einzelnen aber nur mit Vorbehalt Rückschlüsse auf die Verwandtschaftsbeziehungen der einzelnen Arten und Rassen ziehen. Jeder Wert in Tab. 33 basiert als Mittelwert aus mehreren Bastardierungsversuchen zwar auf den Ergebnissen der Kreuzung von mindestens 35 (bis über 300) Weibchen mit einer entsprechenden Zahl von Männchen. Die Resultate der einzelnen nicht synchron durchgeführten Versuche mit gleicher Elternkombination differieren jedoch oft beträchtlich, ohne daß eine konstante Abhängigkeit von kontrollierbaren äußeren oder inneren Faktoren zu erkennen wäre.

Uneinheitliche Werte innerhalb der gleichen Paarungsgruppe ergeben sich auch, wenn wir 4 - 6 Wochen nach der Eiablage die Zahl der bereits abgestorbenen, ganz oder teilweise eingetrockneten Eier (E_t) registrieren. Diese Zahlen erlauben bereits einen ersten Überblick über die Entwicklungsmöglichkeiten der Bastardeier. Schon BAKER & TURNER (1916) haben nämlich bei *Aphis pomi* de Geer nachgewiesen, daß der Embryo im Winterei beim Eintritt in die Winterdiapause bereits weitgehend entwickelt ist. Dies gilt wohl auch für *Dactynotus*; im Frühjahr schlüpfen jedenfalls die jungen Fundatrix-Larven schon in den ersten wärmeren Tagen und zwar bei allen hier untersuchten Arten etwa zur gleichen Zeit (im März, spätestens Anfang April).

Die Zahl der ausschlüpfenden Larven ist besonders bei Selbstungen groß. Die relativ geringe Mortalität - im Vergleich zu den von DUNN & WRIGHT (1955) oder SCHWARZ (1959) angegebenen Daten - zeigt, wie sehr sich unsere Kreuzungs- und Überwinterungsmethodik bewährte. Bei den Bastarden sinkt der prozentuale Anteil der schlüpfenden Eier mit abnehmender Verwandtschaft der Eltern allerdings rasch ab (Tab. 33), eine Tendenz, die bereits beim Zählen der abgestorbenen Eier Monate vorher zu bemerken war. Trotzdem mag es überraschen, daß selbst bei der Kreuzung von Tieren aus verschiedener Untergattung einzelne Eier sich bis zur Junglarve entwickeln können.

4) die Zucht der F₁-Bastarde.

Zum Aufbau der Kolonien der F₁-Bastarde aus den verschiedenen Kreuzungskombinationen wurden die täglich ausschlüpfenden Fundatrix-Junglarven mit einem Pinsel auf junge Triebe der spezifische Wirte beider Eltern sowie der neutralen Pflanzen *Centaurea phrygia* bzw. *Leontodon autumnalis* übertragen (Zylindertypen: Abb. 4, 5, 6).

Tab. 34 vermittelt einen Überblick über die Kolonieentwicklung und die Nahrungsspezifität der F₁-Bastarde, erfaßt aber nur jene Kreuzungen, bei denen auf wenigstens einem Substrat adulte Fundatrices erzielt werden konnten. Paarungskombinationen, deren Bastarde in allen Zuchtversuchen bereits im Stadium der Fundatrixlarve abstarben, sind schon in Tab. 32 durch Einklammern des entsprechenden Wertes für "L" gekennzeichnet.

Vergegenwärtigen wir uns die relativ geringe Mortalität von 25 - 45%, die für die Larvalentwicklung der Fundatrices von *D. jaceae* auf einem erstklassigen Wirt unter unseren Versuchsbedingungen als normal angesehen werden kann (s. Abb. 21), so bleiben in Tab. 34 ähnlich günstige Resultate eine Ausnahme (z.B. m und n). Bei der überwiegenden Mehrzahl der Bastarde werden auf keiner der beiden Mutterpflanzen solche Zahlen von Imagines erreicht, wie sie beim Übertragen von Larven aus Selbstungen auf den spezifische Wirt üblich sind. Bevor wir aus den Zuchtergebnissen im einzelnen Folgerungen ziehen, muß allerdings noch einmal darauf hingewiesen werden, daß unteroptimale oder auch völlig negative Übertragungsergebnisse prinzipiell mit Vorsicht zu beurteilen sind, besonders hier, wo die Zahl der zu Verfügung stehenden Bastardlarven in manchen Fällen sehr klein war. Schließlich sind die unter scheinbar identischen Voraussetzungen oft beträchtlichen Differenzen von Einzelresultaten bereits hinlänglich bekannt (unterschiedliche Wirtseignung der Pflanzenindividuen, Makro- und Mikroklima usw.). So ist es nicht ausgeschlossen, daß bei mehrfacher Wiederholung der gleichen Versuche das eine oder andere negative Ergebnis noch revidiert werden kann.

Ohne Zweifel aber ist die Entwicklungsfähigkeit der Fundatrix-Larven auf den drei Pflanzenkategorien (spezifische Substrate des weiblichen und männlichen Eltern und neutrales Substrat) bei den einzelnen Bastarden durchaus nicht gleich gut. Von der völligen Verwischung der einseitigen Spezialisierung (c, d, m, n) über die extreme Bevorzugung eines der beiden Elternsubstrate (i, k, l, p) bis zur Ab-

Tab. 34: Zucht der F₁-Bastarde von *Dactynotus spec.* und Prüfung ihrer Wirtsspezifität. Entwicklung der Fundatrices; absolute Suszeptibilität der spezifischen Wirte der Parentes und neutraler Pflanzen im Fecundity-Test mit apteren F₁-Bastarden.
 L = Zahl der angesetzten Fundatrixlarven;
 F = Zahl der erzielten adulten Fundatrices;
 K_t = Ende der Kolonie; k = Testreihen.
 (Abkürzungen s.S. III).

♀ x ♂	Zucht-substrat	L	F	K _t	k	Suszeptibilität der getesteten Pflanzen			
a) D.jaceae s.str. x henrichi	j.ang. scab. phryg.	63 71 38	6 0 14	V ₁ -L ₄ F-L ₂ V ₅	0 0 3	j.ang. j.jac. scab. phryg.			
						30,1	5,1	2,9	141,7
b) D.j.henrichi x jaceae s.str.	j.ang. scab. phryg. (Mittel)	45 87 70	7 0 28	V ₄ F-L ₃ ♂ ₀ ♀	2 0 5	j.ang. j.jac. scab. phryg.			
						67,2	12,1	18,9	168,9
						34,5	6,2	21,1	188,3
						50,9	9,2	20,0	178,6
c) D.jaceae s.str. x reticulatus	j.ang. j.jac. rhen. phryg. (Mittel)	21 18 27 32	4 2 5 12	♂ ₀ V ₅ ♂ ₀ ♂ ₀ ♀	2 3 3 4	j.ang. j.jac. rhen. phryg.			
						71,4	100,4	87,5	120,8
						132,9	163,2	102,9	131,0
						128,0	99,3	117,8	141,4
						108,3	166,5	174,4	220,7
						110,3	132,4	120,7	153,5
d) D.j.reticulat. x jaceae s.str.	j.ang. j.jac. rhen. phryg. (Mittel)	24 18 25 40	5 3 3 11	♂ ₀ ♂ ₀ ♂ ₀ ♂ ₀ ♀	3 2 3 6	j.ang. j.jac. rhen. phryg.			
						95,0	84,8	89,0	187,6
						108,7	145,2	137,5	277,7
						134,5	110,1	112,2	283,9
						144,0	127,3	135,9	313,0
						120,6	116,6	118,7	265,6
e) D.jaceae s.str. x D. minor	j.ang. phryg. Serr.	38 46 33	3 9 0	F F F-L ₂	0 0 0				
f) D.j.henrichi x reticulatus	scab. rhen. phryg.	62 58 43	0 0 2	F-L ₃ F-L ₃ F	0 0 0				
g) D.j.reticulat. x henrichi	scab. rhen. phryg.	34 29 52	0 0 1	F-L ₂ F-L ₃ F	0 0 0				
h) D.j.reticulat. x D.aeneus	rhen. phryg. C.ac.	12 16 12	0 2 0	F-L ₄ F F-L ₃	0 0 0				
i) D.aeneus x D.j.reticulat.	rhen. phryg. C. ac.	23 28 28	0 0 16	F-L ₃ F-L ₃ ♀	0 0 5	C.ac. rhen.			
						256,1	1,4		

Tab. 34: Fortsetzung.

♀ x ♂	Zucht-substrat	L	F	K _t	✓	Suszeptibilität der getesteten Pflanzen			
k) D. aeneus x D. jaceae s.str.	j.ang.	15	0	F-L ₃	0	C.ac.	j.ang.	j.jac.	phryg.
	j.jac.	14	0	F-L ₁	0				
	phryg.	18	0	F-L ₃	0				
	C. ac.	24	12	♀	5	135,8	14,2	6,3	27,4
l) D. aeneus x D. j. henrichi	scab.	23	0	F-L ₁	0	C.ac.	scab.		
	phryg.	15	0	F-L ₂	0				
	C. ac.	19	13	♀	6	161,6	14,2		
m) D. cichorii s.str. x leontodontis	Cich.	25	18	♂♂	3	Cich.	L.hisp	L.aut.	
	L.hisp.	25	17	♂♂	3	156,9	219,8	190,1	
	L.aut.	21	13	♂♂	3	54,2	170,3	146,9	
	(Mittel)					151,3	157,1	189,7	
						120,8	182,4	175,4	
n) D. c. leontodontis x cichorii s.str.	Cich.	55	40	♂♂	3	Cich.	L.hisp	L.aut.	
	L.hisp.	55	41	♂♂	3	150,6	171,6	205,8	
	L.aut.	42	34	♂♂	3	117,2	144,9	224,2	
	(Mittel)					147,1	183,2	197,1	
						121,6	185,2	187,4	
o) D. cichorii s.str. x D. picridis	Cich.	18	0	F-L ₃	0	Cich.	L.aut.	Pier.	
	L.aut.	22	2	V ₃	1	14,6	84,3	1,8	
	Pier.	25	0	F-L ₂	0				
p) D. cichorii sstr. x D. j. henrichi	Cich.	8	5	♂♀	4	Cich.	L.aut.	scab.	phryg.
	L.aut.	3	1	V ₅	2	396,3	285,0	0,2	3,7
	scab.	7	0	F-L ₁	0	219,4	194,2	0,0	0,0
	phryg.	4	0	F-L ₂	0				
	(Mittel)					407,6	245,1	0,1	1,9

Tab. 35: Schematische Einteilung der Kreuzungskombinationen von Tab. 34 nach der Affinität der F₁-Bastarde zu den beiden spezifischen Elternsubstraten und zu einem neutralen Wirt.

Gruppe	Substrat des ♀	Substrat des ♂	neutrales Substrat	Beispiele aus Tab. 33
1	+	+	+	m, n, c, d
2	(+)	(+)	+	a, b, o
3	-	-	(+)	e, f, g, h?
4	-	-	-	Paarungen ohne adulte F
5	+	-	((+))	= (L) in Tab. 33 i, k, l, p

lehnung beider Elternpflanzen exklusive oder inklusive des neutralen Wirtes sind sehr verschiedenartige Möglichkeiten der Vererbung der Wirtsspezifität verwirklicht. Die F_1 -Bastarde lassen sich demnach in mehrere scheinbar grundsätzlich sich unterscheidende Typen einteilen.

Hierfür sprechen auch die Ergebnisse der Fecundity-Teste mit apteren F_1 -Virgines; die geringe Virulenz mancher der Bastarde erlaubte allerdings zum Teil nur eine sehr beschränkte Zahl von Versuchsserien (k). Die interessierenden Substrate wurden zu verschiedener Jahreszeit, innerhalb einer Testserie aber alle im gleichen Entwicklungsstadium (meist jeweils mehrere Einzelversuche) geprüft.

Die Unterschiede in der Wirtsspezifität der einzelnen, lediglich auf verschiedenem Substrat gezüchteten Stämme einer Kreuzungskombination sind zu gering, um nicht als bloße Adaptationserscheinungen erklärt werden zu können (s.S. 77 ff.).

Dagegen lassen sich die einzelnen Kreuzungskombinationen nach der Affinität der F_1 -Bastarde zu den getesteten Pflanzen verschiedenen Gruppen zuordnen (Tab. 35). Die Gruppen 1 - 4 unterscheiden sich nur quantitativ voneinander und sind durch fließende Übergängen miteinander verbunden. Nur bei m und n werden beide Mutterpflanzen wie auch der neutrale Wirt tatsächlich gleich gut befallen. Bereits bei c und d beginnt die absolute Wirtsqualität der Elternpflanzen abzunehmen - man vergleiche die entsprechenden Werte für die reinerbigen Eltern in Tab. 10 und 12 -; die relative Wirtseignung der neutralen Pflanze, für den Bastard noch ein nahezu optimales Substrat, erscheint daher beträchtlich gesteigert. Diese Tendenz ist bei der Gruppe 2 in Tab. 35 besonders ausgeprägt: Beide Elternpflanzen können nur noch unter günstigen Bedingungen, z.B. im Seneszenzstadium, als Wirtssubstrat dienen. In Gruppe 3 fungiert auch die neutrale Pflanze nur noch als Notsubstrat. Sie erlaubt zwar zum Teil noch die Entwicklung der Fundatrix-larve bis zur (sehr kleinen) Imago; die adulten Tiere wandern aber von der Unterlage ab und sterben, ohne die reproduktive Reife erreicht zu haben. Bei der Kategorie 4 war schon für die Eltern ein gemeinsames optimales Substrat nicht gefunden worden, das nun bei den Bastarden als Ersatz für die nicht mehr akzeptablen spezifischen Wirte der Parentes dienen könnte.

Nehmen die F_1 -Bastarde der Gruppen 1 - 4 in ihrer Nahrungswahl eine intermediäre Stellung zwischen den Parentes ein, so dominiert bei der Gruppe 5 eindeutig die Affinität zu einem der beiden spezifischen Elternsubstrate und zwar hier stets zu dem Wirt des weiblichen Kreuzungs-

partners. Zu dieser Gruppe von Bastarden zählen vor allem die aus der Kreuzung von *D. aeneus* ♀ x *D. jaceae* s. lat. ♂ hervorgegangenen Hybriden (Tab. 34: i, k, l). Legt man die Werte der Tab. 18 für *D. aeneus* zugrunde, so ist aber auch hier bei den Bastarden eine gewisse Annäherung der Wirtsqualitäten von *Carduus* und *Centaurea* nicht zu übersehen; die absolute Suszeptibilität der ersteren sinkt in gleichem Maße, wie die der zweiten sich erhöht. Betrachtet man die dominante Bevorzugung von *Carduus* lediglich als die Folge einer Selektion während der Entwicklung der Bastard-Fundatrices^{*)}, so wäre ein gleicher Vorgang auch bei den zu i, k und l reziproken Bastardzuchten, *D. jaceae* ♀ x *D. aeneus* ♂, zu erwarten. Diese Zuchten blieben aber ohne Ausnahme erfolglos (ein neutraler Wirt fehlt auch hier!); es konnte also in keinem Fall eine entsprechende dominante Bevorzugung von *Carduus* oder auch von *Centaurea* nachgewiesen werden. (Bei den Gruppen 1-4 lieferten reziproke Bastarde im wesentlichen die gleichen Resultate im Übertragungsversuch). Eine genauere Interpretation dieses interessanten Resultates ist erst nach weiteren Versuchen möglich (Geschlechtsgekoppelte Vererbung?, Plasmotypenunterschiede?).

Daß in den drei Bastardkolonien von *D. aeneus* x *D. jaceae* im Herbst neben 150 - 400 Sexualweibchen kein einziges Männchen sich entwickelte, ist nicht unbedingt von entscheidender Bedeutung. Gerade bei *D. aeneus* und in Zuchten von *D. jaceae* s. lat. auf *Carduus* ist die Überzahl der Weibchen gegenüber den Männchen stets besonders groß (vgl. S. 43). Daß die Bastardweibchen normal fortpflanzungsfähig sind, beweist die ge- glückte Kuckkreuzung von (*aeneus* x *jaceae* s. str.) ♀ x *jaceae* s. str. ♂; die im Frühjahr schlüpfenden Fundatrixlarven konnten auf *Carduus acanthoides* wie auf *Centaurea jacea angustifolia* erfolgreich gezüchtet werden, ehe ein Unglücksfall beide Kulturen in der V₁-Generation vernichtete. - Alle andern Kulturen von F₁-Bastarden schlossen im Herbst mit dem Auftreten beider sexuellen Morphen ab, wenn sie nicht schon vorzeitig während der Saison erloschen. Es gelang sporadisch auch die Weiterzucht der F₂-Generation (bei d, m und n); diese Zuchtversuche sind aber zahlenmäßig noch zu gering und ihre Ergebnisse zudem uneinheitlich, so daß auf ihre Besprechung hier verzichtet werden muß.

*) Das MEDEL'sche Uniformitätsgesetz ist für unsere F₁-Bastarde nicht unbedingt gültig, weil die Reinerbigkeit der Eltern in bezug auf ihre Nahrungsspezifität zweifelhaft ist. Allerdings ist bei den monophagen Aphiden durch die Isolation auf der Wirtspflanze die Wahrscheinlichkeit für Inzucht innerhalb von "Klonen" und damit die Tendenz zur Homozygotie der Erbanlagen besonders groß.

VI. Diskussion.

- a) Prinzip der Nahrungsspezifität und Analyse des Resistenzmechanismus nichtspezifischer Pflanzen.

Nach der Darstellung mancher Autoren ist die Wirtsspezifität vieler Blattläuse ein außerordentlich prägnantes und starres, art- oder rassenspezifisches Merkmal. Bei den hier untersuchten, zum Teil als streng monophag bekannten *Dactynotus* erwies sich die Bindung an den spezifischen Wirt im Wirtswahl- und Übertragungsversuch jedoch keineswegs als absolut. Neben einer oder mehreren optimalen Wirtsarten muß stets noch einer Reihe weiterer Testpflanzen eine gewisse, wenn auch oft nur potentielle oder temporäre Wirtseignung zugesprochen werden. Die Einteilung in drei verschiedene Wirtsklassen wird den graduellen Unterschieden in der Wirtsqualität der getesteten Substrate gerecht; sie legt den Gedanken an einen quantitativen (statt rein qualitativen) Charakter der Nahrungsspezifität nahe.

Die Bindung eines phytophagen Insekts an einen beschränkten Kreis von Wirten kann auf einer Reihe verschiedener Faktoren beruhen, wie z.B. der Oberflächenbeschaffenheit der Pflanze, ihrer anatomischen Struktur oder der chemischen Zusammensetzung. Selbstverständliche Voraussetzung ist die Übereinstimmung in der geographischen Verbreitung und den Lebensräumen von Wirt und Parasit und das zeitliche Zusammenfallen ihrer Entwicklungsperioden (vgl. THORSTEINSON, 1953).

Bestimmte morphologische oder anatomische Charaktere als rein mechanische Resistenzprinzipien bei nicht akzeptablen Pflanzen können in unserem Falle als reichlich unwahrscheinlich weitgehend außer acht gelassen werden. Fast sämtliche getesteten Pflanzen besitzen ihre spezifische *Dactynotus*, die sich morphologisch durch keine wesentlich erscheinende Besonderheiten von den andern unterscheidet. Auch die starke Behaarung von *Centaurea montana* erwies sich, in positiven Übertragungsversuchen von *D. jaceae reticulatus*, als ein nur ungenügender Schutz gegenüber Tieren, die nicht wie *D. montanivorus* durch ein verlängertes Labiumendglied ausgezeichnet sind. Die "Leimrutenwirkung" von *Picris hieracioides* für nichtspezifische *Dactynotus*-Arten kann nur als ein sekundärer Effekt betrachtet werden, der die primäre Präferenzresistenz unterstützt, da nur wandernde und bereits geschwächte Tiere durch das Drüsensekret festgeklebt werden.

Eine "chemische" Resistenz der Pflanze kann auf verschiedenen Ursachen beruhen:

1. dem Fehlen eines für den Parasiten essentiellen Nahrungsstoffes,
2. dem Auftreten entwicklungshemmender oder toxisch wirkender Substanzen,
3. dem Fehlen eines attraktiven Lock- oder Fraßstoffes bzw. dem Besitz abweisender, futtervergärender Reagenzien.

In der Parasiten-Wirts-Relation kann also die chemische Zusammensetzung des Substrates an sehr verschiedener Stelle eine wesentliche Rolle spielen. Anlockende oder abweisende pflanzliche Inhaltsstoffe beeinflussen direkt die aktive Einstellung des Parasiten zum Substrat, das Auffinden des adäquaten Wirtes, seine Akzeption und schließlich den Akt der Nahrungsaufnahme selbst. Die Qualität der Pflanze als Lieferant der für den Bau- und Betriebsstoffwechsel des Parasiten notwendigen Grundsubstanzen und das Fehlen schädlicher Stoffe in der Nahrung wirken dagegen mehr indirekt auf die Entwicklung und das Vermehrungspotential des Tieres. Diese Unterscheidung deckt sich mit der Gliederung PAINTER's (1941, 1951, 1953, 1958), der bei der Analyse des komplexen Beziehungsgefüges zwischen phytophagem Insekt und Pflanzensubstrat "preference" und "antibiosis" als zwei grundsätzlich verschiedene Prinzipien einander gegenüberstellt.

Im Anschluß an PAINTER's Vorstellungen kann im Fecundity-Test die Saugrate als Maß für die "preference" gewertet werden, während alle übrigen Kriterien, wie Vitalität und Fertilität, Entwicklungsdauer und Körpergröße der Tiere als Ergebnis der antibiotischen Wirkung des Substrates betrachtet werden müßten. Von einem antibiotischen Resistenzeffekt im engeren Sinne kann jedoch wohl nur dann gesprochen werden, wenn unabhängig vom Saugverhalten der Läuse, also bei etwa gleichen Mengen an aufgenommenem Phloemsaft, auf den einzelnen Pflanzentypen unterschiedliche Mortalitäts- und Fertilitätsquoten für die Parasiten registriert werden. Im Fecundity-Test bleibt jedoch auf einer nicht voll akzeptierten Pflanze bei niedriger Saugrate, das ist bei häufigem Unterbrechen des Saugaktes, auch die Quantität der aufgenommenen Nahrung erheblich geringer als bei kontinuierlichem Saugen auf einem optimalen Wirt, wie die sehr verschiedenen Exkretmengen zeigen. Die Reduktion der Fertilität oder der Lebensdauer von Imagines und Larven beweist also noch nicht einen Qualitätsabfall des Nahrungssaftes, wenn - als Folge des Präferenzverhaltens der Tiere - bereits die Nahrungsquantität unteroptimal bleibt.

Auf eine antibiotische Resistenzkomponente kann nur dann geschlossen werden, wenn die Ergebnisse von Saugrate einerseits und von Vitalität oder Fertilität andererseits in ihrer relativen Höhe differieren. Voraussetzung ist dabei allerdings, daß die Saugrate tatsächlich als genaues Maß für die aufgenommene Nahrung gelten kann, was in dieser Exaktheit nicht bewiesen ist. Gelegentliche Beispiele von mangelnder Korrelation zwischen den beiden Gruppen von Kriterien, wie geringe "Suszeptibilität" der Pflanze trotz hoher Saugraten sind daher mit Skepsis zu beurteilen, zumal hier oft die minimale Abgabe von Honigtau trotz des dauernden "Saugens" nicht für eine beträchtliche Nahrungsaufnahme spricht.

Es ist unwahrscheinlich, daß so nahe miteinander verwandte Tiere, wie die hier getesteten Aphiden, starke Abweichungen in der Art der für ihren eigentlichen Stoffwechsel benötigten Grundsubstanzen zeigen. Die bisher durchgeführten Zuchtversuche mit "synthetischer" Nahrung bei Insekten sogar aus sehr verschiedenen Ordnungen brachten nämlich eine außerordentlich große Übereinstimmung in der Zusammensetzung dieser Nahrung (vgl. TRAGER, 1947; WIGGLESWORTH, 1951).

FRAENKEL (1953a) nimmt an, daß die für die Ernährung phytophager Insekten notwendigen Primärsubstanzen in ausreichender Konzentration in der überwiegenden Mehrzahl aller Pflanzenblätter zur Verfügung stehen. Es spricht somit wenig dafür, daß innerhalb der nahe verwandten Testwirte einzelne Pflanzenarten ihre Immunität dem Fehlen eines nur für die nicht auf sie spezialisierten Blattlausrassen essentiellen Grundstoffes verdanken. Eine solche Hypothese wird - ebenso wie die Existenz parasitenspezifisch wirkender toxischer oder (absolut) entwicklungshemmender Substanzen - letzten Endes durch die gelungene Übertragung einzelner Tiere widerlegt.

Wir müssen also annehmen, daß die Ablehnung einer nichtspezifischen Pflanze in unserem Falle vorwiegend, wenn nicht ausschließlich, eine Präferenzerscheinung ist: die Tiere verhungern infolge Verweigerung der Nahrungsaufnahme. Unsere als "Suszeptibilität" definierte Kenngröße ist somit nicht nur ein Maß für die antibiotische Resistenzwirkung des Substrates sondern indirekt auch für die Affinität der Blattlaus zu diesem Substrat, kurz, für seine effektive Wirtseignung.

Die Präferenzbindung der einzelnen Aphidenarten oder -rassen an je eine oder wenige Wirtsarten aus einem Kreis einander nahestehen-

der Pflanzen mag auf konstanten quantitativen Unterschieden im Gehalt des Phloemsaftes an primären Nahrungsstoffen beruhen oder (und) - wie bei anderen Phytophagen schon häufig nachgewiesen (vgl. VER-SCHAFFELT, 1910; DETHIER, 1947, 1953, 1954; FRAENKEL, 1953 b, 1959; THORSTEINSON, 1958) - auf der Anwesenheit bestimmter sekundärer Pflanzenstoffe, die als anlockende oder abweisende Signalreize (= token stimuli) fungieren, deren Nährwert an sich aber bedeutungslos ist (sog. nonnutrients.) Solche Substanzen (Glykoside, Tannine, Alkaloide, ätherische Öle, organische Salze usw.) kommen in außerordentlich großer Mannigfaltigkeit sporadisch im Pflanzenreich vor (PÄCH, 1950). Da sie in der Regel durch einen charakteristischen Geruch oder Geschmack ausgezeichnet sind, wirken sie vermutlich als "repellents" für die Masse der nichtspezifischen Phytophagen, gleichzeitig aber als "attractants" für die wenigen spezifischen Tiere (LIPKE & FRAENKEL, 1956, FRAENKEL, 1959). Nach DETHIER und FRAENKEL hat demnach jede mono- oder oligophare Aphidenart ihren eigenen, möglicherweise komplexen Signalreiz. Ein neutraler Wirt, wie *Centaurea phrygia*, die ein optimales Substrat für alle drei Rassen von *D. jaceae* s.lat. (und deren Bastarde) abgibt, enthält dann drei verschiedene Typen von "attractants" (denen eine Repellent-Wirkung dann allerdings abgesprochen werden muß) oder, was wahrscheinlicher ist, sie ist frei von "repellents", während jeder der drei Hauptwirte durch ein anderes chemisches Prinzip gegen den Befall der beiden für ihn atypischen Blattlaurassen geschützt ist.

Die verschieden große Wirtseignung einzelner Pflanzenarten für eine Blattlaus kann mit ihrem quantitativ (oder auch qualitativ) unterschiedlichen Gehalt an wirksamen anlockenden oder abstoßenden Stoffen erklärt werden. Nimmt man an, daß die Konzentration dieser Stoffe auch im Gewebe des gleichen Pflanzenindividuums während der Entwicklungsperiode nicht konstant ist, so läßt sich selbst die temporäre Immunität bzw. Suszeptibilität jener Pflanzen, die nur in bestimmten Entwicklungsstadien befallen werden können, auf quantitative Unterschiede der "token stimule" zurückführen.

Mit dem Entwicklungsstatus der Pflanze ändert sich allerdings auch ihr Gehalt an jenen Substanzen, die für den Grundstoffwechsel der Tiere unmittelbar von Bedeutung sind (FRAENKEL, 1953; ZIEGLER,

*) Bei Blattläusen ist bisher nur das Alkaloid Spartein von *Sarothamnus scoparius* (L.) als Attraktivstoff für *Acyrtosiphon spartii* (Koch) gefunden worden (B.D.SMITH, 1957).

1956; MITTLER, 1954, 1957, 1958 b). Vor allem dem wechselnden Angebot an Stickstoffverbindungen wurde vielfach eine wesentliche Bedeutung für die Reproduktivität und das Wachstum der Blattläuse zugesprochen (EVANS, 1938; LINDEMANN, 1948; ARENZ, 1951; u.a., vgl. hierzu auch EMERY, 1946; GRISON, 1958). So erklärte auch KENNEDY (1950, 1953, 1958 a) die erhöhte Fertilität von *Aphis fabae* und *Myzus persicae* auf stark wachsenden und auf alternden Blättern ihrer Futterpflanzen mit einer höheren Konzentration löslicher Stickstoffverbindungen (Aminosäuren und Amiden) im Phloemsaft. (Ob Eiweiße nur in Form solcher Bruchstücke absorbiert werden können, ist nicht bekannt; FRIEND, 1958). MITTLER (1954) konnte beweisen, daß tatsächlich bereits bei normalen Schwankungen des Aminosäurespiegels im Phloemsaft ein echter antibiotischer Einfluß auf die Entwicklung der saugenden Läuse festgestellt werden kann: *Tuberolachnus salignus* - Larven entwickelten sich bei höherem N-Gehalt des Nahrungssaftes schneller trotz geringerer aufgenommener Nahrungsquantitäten.

Ein Einfluß der normalen Schwankungen des Nährwertes einer Pflanze auch auf das Saugverhalten der Aphiden, d.h. auf die Akzeptabilität der Pflanze wird von FRAENKEL (1953) und DETHIER (1953) bestritten. KENNEDY & BOOTH (1951, 1954) jedoch glauben, aus der parallelen Variation von Saugrate einerseits und Fertilität und Vitalität der Tiere andererseits ausreichende Hinweise erkennen zu können, um für die Nahrungswahl der Aphiden die sogenannte "dual discrimination theory" aufzustellen. Sie sieht eine Auswahl der Futterpflanzen nach zwei Prinzipien vor: 1. nach einem "token stimulus" für die Pflanzen-Art und 2. nach der Nahrungsqualität, d.h. nach dem Gehalt an essentiellen Nährstoffen, also dem physiologischen Zustand, dem Alter der Pflanze (s.auch TAMBS-LYCHE & KENNEDY, 1958).

Unsere eigenen Versuchsergebnisse scheinen geeignet, KENNEDY's Theorie zu unterstützen, insoweit wenigstens, als sich der Einfluß des physiologischen Zustandes einer Pflanze nicht nur auf das Wachstum einer bereits bestehenden Blattlauskolonie sondern auch primär auf die Akzeptabilität des Substrates immer wieder bestätigte (Tab.25). Selbst für die im Vergleich zu vegetativen Pflanzenteilen größere Wirtseignung mancher Blütenblätter könnte KENNEDY's Erklärung im Prinzip ausreichen; in diesen meist sehr kurzlebigen Organen darf man ebenfalls einen erhöhten Baustoffwechsel und damit ein größeres Angebot an löslichen, leicht zu assimilierenden Grundsubstanzen erwarten.

Es muß jedoch vorerst unbewiesen bleiben, ob tatsächlich eine Anreicherung von N-Verbindungen als solche von der Blattlaus wahrgenommen werden kann, also ob die Nahrungsqualität selbst für die unterschiedliche Aggressivität des Parasiten verantwortlich ist, oder noch wenigstens mit ihr gekoppelte Faktoren, etwa, wie H.J. MITTLER (1958 b) vermutet, der osmotische Druck im Gewebe in Abhängigkeit von der Konzentration des Phloemsaftes. Als Gegenhypothese sei hier die Möglichkeit angedeutet, daß in den physiologisch günstigen Stadien eines unteroptimalen Wirtes lediglich der "repellent"-Stoff an Wirksamkeit verliert, etwa weil er z.B. während der Seneszenz mit abgebaut wird, sodaß höhere Saugraten möglich werden. Die höheren Saugraten waren im Wirtswahlversuch wie im Fecundity-Test der primäre und wesentlichste Effekt beim Übergang eines nichtspezifischen Substrates in die günstigere Entwicklungsphase. In MITTLER's Versuch aber führte umgekehrt die ansteigende Aminosäurenkonzentration (auf optimalem Wirt ohne "repellents"!) zu einem Absinken der Nahrungsquantitäten. Diese Diskrepanz spricht zumindest nicht für die Annahme eines einheitlichen Prinzips, das gleichzeitig für die antibiotische wie für die Präferenz-Resistenzminderung verantwortlich wäre.

- b) Konstanz, genetische Grundlagen und taxonomischer Wert der Wirtsspezifität.

Der mehr oder weniger ausschließliche, alternative Befall der einzelnen getesteten Pflanzen durch die verschiedenen *Dactynotus*-Arten und -Rassen erwies sich als recht konstant während des gesamten Entwicklungszyklus von Pflanze und Tier.

Die Schwankungen in der Affinität der Tiere zu den Testpflanzen in Abhängigkeit von deren Entwicklungszustand konnten die bevorzugte Stellung des jeweiligen Hauptwirtes nicht erschüttern. Das Gleiche gilt für den Einfluß der meteorologischen Faktoren; niedere Temperaturen und hohe Luftfeuchtigkeit können zwar eine strenge Nahrungsspezialisierung mildern, nicht aber die relative Qualitätsreihenfolge der Pflanzen maßgeblich beeinflussen. (Der Einfluß der klimatischen Umweltsbedingungen sollte nicht unterschätzt werden. Die additive Wirkung schon eines einzigen Faktors - z.B. Temperaturzunahme — stärkere Transpiration + kleinere Saugrate = größerer Stoffverbrauch bei geringerem Nachschub - macht die oft unerklärliche Variabilität der Resultate nicht synchron durchgeführter Tests leichter verständlich.)

Daß die relative Stellung der einzelnen Testpflanzen im Wirtsspektrum eines Blattlausstammes bei jeder der saisonalen Morphen die gleiche blieb, konnte bei unseren nichtmigrierenden Tieren erwartet werden. Die Unterschiede in der Nahrungsspezifität - z.B. die im Vergleich zu den Apteren strengere Bindung der Alaten an den spezifischen Hauptwirt - sind nur quantitativer Natur.

Wenn KENNEDY & BOOTH (1954) bei *Aphis fabae* und *Myzus persicae* für Virgines von *Evonymus* und für solche von *Beta* die gleichen Präferenzunterschiede zwischen den beiden Pflanzenarten feststellten, so spricht dies nicht für die Fähigkeit der Läuse zur Gewöhnung an das zur Larvalentwicklung dienende Substrat. Dem stehen die Ergebnisse der Übertragungsversuche von JACOB (1949) gegenüber (vgl. S.82/83).

Bei unseren *Dactynotus* sind zwei optimale Pflanzen stets ohne weiteres gegeneinander austauschbar; ihre attraktiven Eigenschaften sind einander offenbar so ähnlich, daß eine Gewöhnung der Tiere an nur eine der beiden Pflanzen nicht möglich ist. Erst bei der Zucht auf einem unteroptimalen Wirt macht sich eine gewisse Fähigkeit der Läuse zur Substratgewöhnung bemerkbar (Tab. 30). Die erhöhte Wirtseignung einer nichtspezifischen Pflanze für Virgines, die auf diesem Substrat aufgewachsen sind, beruht dabei allein auf einer Affinitätsänderung der Tiere, also auf einer Minderung der Präferenzresistenz. Dem Ansteigen der Saugrate entspricht eine Zunahme der aufgenommenen Nahrungsmengen, was gleichzeitig (zumindest relativ) höhere Lebensdauer und Fertilität bedeutet. (Eine antibiotische Resistenzwirkung des Substrates ist, bei synchronem Test auf der gleichen Pflanze, für Versuchs- und Kontrolltiere selbstverständlich gleich groß.) "Affinitätsänderung" heißt hier "tiefere Annahmeschwelle für die unteroptimale Pflanze", die jetzt von einer größeren Zahl von Versuchsvirgines als Wirt akzeptiert werden kann.) Praktisch verlieren also die Repellent-Eigenschaften der Testpflanze an Wirksamkeit, während gleichzeitig der spezifische Hauptwirt anscheinend noch nichts von seiner ursprünglichen Attraktivität ein-

*) Der Qualitätsunterschied zwischen einem mehr und einem weniger günstigen Wirt im Fecundity-Test beruht zum Großteil darauf, daß von vornherein einer unterschiedlichen Zahl von Testvirgines der Übergang auf das gebotene Substrat gelingt. Die Toleranzschwellen der Tiere für ein nichtspezifisches Substrat sind individuell verschieden, selbst innerhalb eines genetisch einheitlichen Zuchtstammes. Auf dem gleichen Phänomen beruht offenbar auch die auffallende individuelle Variabilität z.B. in der Größe der auf einem unteroptimalen Wirt sich entwickelnden Tochterimagines (s.S. 41).

gebüßt hat (Tab. 30; Saugrate für H in V und K gleich hoch). Der Abfall seiner absoluten Suszeptibilität läßt sich jedenfalls auch durch die geschwächte Kondition der Versuchsvirgines hinreichend erklären. Die Virulenz der Kolonien auf dem Fremdsubstrat bleibt nämlich trotz der Adaptation in der Regel so gering, daß Zuchtversuche über längere Zeiträume häufig mißlingen (Tab. 31).

Eine Erhöhung des Gewöhnungsgrades mit der Dauer der Zucht konnte zwar anhand der relativen Fertilität bei Tieren, die 2 statt nur 1 Generation lang auf dem Testsubstrat gezüchtet worden waren, sicher nachgewiesen werden (Tab. 30 b); die Ergebnisse der Dauerzuchtversuche auf nichtspezifischen Wirten sprechen jedoch offensichtlich nicht sehr dafür, daß die Adaptation akkumulativ immer weiter gesteigert werden könnte (die in Tab. 32 zitierten Versuche seien hier ausgenommen). Allerdings bedeutet die nach einiger Zeit oft sogar wieder rückläufige Tendenz der relativen Wirtseignung des Testsubstrates auch keineswegs ein Wiederabsinken der Affinität des Parasiten; die stark geschwächten Versuchsvirgines erreichen jetzt lediglich zwar noch auf dem optimalen Hauptwirt aber nicht mehr auf dem Testwirt die reproduktive Reife.

Diese Gewöhnungsfähigkeit der Virgines an ein für sie atypisches Substrat spielt ökologisch kaum eine entscheidende Rolle, besonders da die spontane Bildung einer dauerhaften Kolonie auf diesem Substrat - die Voraussetzung für das Zustandekommen einer Gewöhnung - in den meisten Fällen sehr unwahrscheinlich ist. Die vorübergehende Rückkehr zum Hauptwirt macht zudem eine Gewöhnung offenbar wieder völlig rückgängig (vgl. auch K' in Abb. 21 b). Eine Ausnahme bildet möglicherweise *Centaurea cyanus*: Ihre geringe Wirtseignung für *D. jaceae* im normalen Fecundity-Test verdankt sie der Tatsache, daß nur sehr wenige Tiere (diesen aber oft recht muhelos) die Koloniegründung gelingt. Die Gewöhnung schon der F₁-Imagines an das neue Substrat ist hier aber so auffallend hoch (Tab. 30), daß die Diskrepanz zwischen unseren meist negativen Übertragungsergebnissen und dem tatsächlichen Freilandbefall der Pflanzen nicht mehr so rätselhaft erscheint.

Welche besonderen Umstände in zwei Einzelversuchen (Tab. 32 und Abb. 21) jenen entscheidenden Schritt weiter zur vollkommenen Adaptation der Blattlaus ermöglichten, zu ihrer strengen Prägung auf das Testsubstrat unter Verlust der Affinität zum spezifischen Hauptwirt,

muß vorerst ungeklärt bleiben. Die adaptierte Laus zeigt jetzt ernährungsphysiologisch die gleiche Spezialisierung wie die für das entsprechende Substrat im Freiland tyrische Blattlausrasse oder -art, der sie auch in der Virulenz nicht mehr nachsteht. (Suszeptibilität der Pflanze für die adaptierte und die eigentlich spezifische Blattlaus gleich hoch). Einige Pecundity-Testproben deuteten sogar eine weitgehende Übereinstimmung der gesamten Wirtskreise an. Es gelang uns also, - unter den sehr unnatürlichen Bedingungen unseres Versuchs - einer Blattlaus das Wirtsschema einer andern Laus aufzuprägen; die Wahrscheinlichkeit für einen spontanen Ablauf dieses Vorgangs ist jedoch sicher sehr gering.

Die Umstimmung ist eine Modifikation, die zumindest beim Übergang von *D. jaceae henrichi* auf *Carduus* die Nachkommen von mehr als nur einer einzigen Testvirgo erfaßte. Eine Mutation eine oder mehrere Generationen vor Versuchsbeginn oder ein einfacher Selektionsvorgang innerhalb des genetisch uneinheitlichen Tiermaterials (s.S. 6) könnte zwar die Erweiterung des Wirtskreises auf das neue Substrat erklären, nur schwer aber den extremen Qualitätsabfall des noch für die Parentalvirgines optimalen Hauptwirtes. Ein ähnliches Beispiel für modifikatorische Prägung auf nur einen von zwei prinzipiell geeigneten Wirten lieferte schon die migrierende *Aphis sambuci* (JACOB, 1949). Bei unserer nicht wirtswechselnden *D. jaceae* stellt jedoch *Centaurea phrygia* keine brauchbare Brücke zwischen den alternativen Substraten *Centaurea scabiosa* und *jacea* (bzw. *Carduus*) dar, wie sie dort zwischen *Lychnis* und *Rumex* vom Winterwirt *Sambucus* gebildet wird. Eine Rückgewöhnung von *D. jaceae henrichi* an den ehemaligen Hauptwirt konnte nach der völligen Adaptation an *Centaurea jacea* (nach der 6.) bzw. an *Carduus* (nach der 2. Generation) nicht einmal mehr versucht werden, weil sämtliche Übertragungsversuche auf *Centaurea scabiosa* erfolglos blieben. Zu einem früheren Zeitpunkt gelingen diese Versuche leicht (s.K' in Tab. 32 b).

Die gelungene Prägung von *D. jaceae henrichi* auf ein neues Substrat legt den Gedanken nahe, daß auch die Bindung an *Centaurea scabiosa* - ähnlich wie bei der Beziehung von *Aphis sambuci* zu den beiden Sommerwirten - lediglich eine modifikatorische ist, die nur eine von mehreren alternativen Möglichkeiten darstellt. Dies könnte in der Konsequenz bedeuten, daß einige oder gar alle Glieder der *D. jaceae*-Gruppe in ihrem Genotypus identisch und lediglich auf verschiedene Pflanzen aus ihrem weiten potentiellen Spektrum relativ streng,

aber nicht völlig starr geprägt sind. (Das Gleiche gilt selbstverständlich auch für die Cichorii-Gruppe, besonders für Ssp. grossuleontodontis, wo Bastardierungsversuche noch ausstehen). Eine solche Hypothese ist vor allem deshalb verlockend, weil auch unsere künstliche "Umprägung", nach den bisherigen Ergebnissen, mit dem Ende des Jahreszyklus anscheinend nicht erlischt, sondern bei Inzucht auch nach der holozyklischen Überwinterung erhalten bleibt (Dauermodifikation!).

Mit dieser Hypothese lassen sich jedoch manche Ergebnisse der Bastardierungsversuche nicht vereinbaren. Bei einer lediglich modifikatorischen Prägung der einzelnen Glieder einer Aphidengruppe auf verschiedene Hauptwirte sollte man mit etwaiger plasmatischer Weitergabe dieser Nahrungsspezifität für alle "Bastarde" eine Bevorzugung des Substrats des mütterlichen Elters erwarten. Dies ist in der Jaceae-Gruppe nur bei der Kreuzung von *D.aeneus* x *jaceae* der Fall (i, k, l in Tab. 34). Aber selbst hier gelang nach der Rückkreuzung der F_1 -Bastard-Weibchen mit dem männlichen Elternteil die Aufzucht von Fundatrices auch auf dem Substrat des Männchens, was gegen eine rein plasmatische Vererbung spricht. Gleichzeitig werden durch diese Rückkreuzung die F_1 -Bastarde als echte Bastarde ausgewiesen; es liegt also auch keine Apomixis von (Für die Kreuzungen zwischen der Jaceae- und der Cichorii-Gruppe fehlt dieser Nachweis.) Bei genetischer Identität aller Kreuzungspartner aus der gleichen Aphidengruppe könnte auch für die je nach der Elternkombination so unterschiedlichen Zahlen der pro Weibchen abgelegten Eier und der hieraus sich entwickelnden Fundatrixlarven kaum eine plausible Erklärung gefunden werden.

Es spricht also manches dafür, daß die Wirtsspezifität doch genetisch vorgezeichnet ist und durch die Potenz zur Adaptation an ein Fremdsubstrat unter besonderen Umständen lediglich überdeckt werden kann. Die weitgehende Konstanz der Nahrungsspezifität während des Entwicklungszyklus von Pflanze und Tier unter den verschiedensten Außenbedingungen und ihre in den weitaus meisten Fällen geringe Veränderlichkeit im Adaptationsversuch lassen sie als ein gutes differenzierendes Kriterium erscheinen.

Welche taxonomische Bedeutung der Wirtsspezifität zuzusprechen ist, kann nicht generell festgelegt werden. Wesentlich für die Unterteilung einer komplexen Aphidengruppe in Arten oder Rassen sind neben dem Grad der Verschiedenheit der einzelnen Wirtsspektren auch

andere physiologische Eigenheiten und spezifische morphologische Merkmale. Die systematischen Einheiten "Art" und "Rasse" können auch und vielleicht speziell bei den Aphiden nicht eindeutig fixiert werden. Die Fähigkeit zur Bastardierung kann - nach den Ergebnissen der Tab. 33 - bei Blattläusen die Artidentität zweier Tiere jedenfalls wohl nicht mehr zwingend beweisen, besonders wenn man, wie JACOB (1949), den Erfolg dieser Kreuzung bereits mit der Ablage entwicklungsfähiger Eier als gegeben betrachtet. Von einer gelungenen Artkreuzung berichtete bereits BÖRNER (1952); die F_1 -Bastarde *Myzus cerasi* x *prunivium* befielen die Wirte beider Eltern, also die Sauer- und die Süßkirsche.) FRANSSEN (1927) gelang zwar die Paarung von *Aphis fabae* ♀ x *viburni* ♂, er erhielt jedoch keine Eier; STROYAN (1959) mißlang die Überwinterung der *Yezabura*-Bastardeier (vgl.S.87).

Die Nahrungsspezifität des Bastardes kann über die verwandtschaftlichen Beziehungen der beiden Elter nicht viel aussagen. Die Ergebnisse der Tab. 34 über die Bastardzuchtversuche auf den verschiedenen Substraten sind außerdem im einzelnen nur mit Vorsicht zu interpretieren. Abgesehen davon, daß die meist nur geringe Zahl von Versuchen (beim Ansetzen der Fundatrix-Larven auf eine Pflanzenart wie beim Prüfen der Wirtsspezifität einer Bastardpopulation) oft keine hinreichend sicheren Werte liefert, könnte die Fähigkeit der Tiere zur Adaptation und eine Selektion während der Fundatrixentwicklung ein falsches oder unvollständiges Bild entstehen lassen.

Aus einem gleichmäßigen Befall beider Elternsubstrate durch den Bastard könnte man eine größere Ähnlichkeit der (jedenfalls nicht antagonistischen) Wirtsschemata der Parentes folgern. Als Beispiel aus der Jaceae-Gruppe mögen die Hybriden von *D. jaceae* s.str. und ssp. *reticulatus* dienen. Für die nahe Verwandtschaft gerade dieser beiden Unterarten sprechen auch die hohen Ei- und Larvenzahlen bei der Kreuzung (Tab. 33), die starke Qualitätsannäherung von *Centaurea jacea* und *rhenana* im Adaptationsversuch (Tab. 30) und nicht zuletzt die bereits im normalen Fecundity-Test festgestellte weitgehende Übereinstimmung der beiden Wirtsspektren (Tab. 19).

Statistisch signifikante morphologische Unterschiede z.B. in der Rhinarienzahl (vgl. Abb. 18) oder in den Proportionen der einzelnen Antennensegmente können zwischen allen Arten und Rassen unserer bei-

*) Nach mündlicher Mitteilung von HILLE RIS LAMBERS lieferte auch eine spontane Kreuzung von *Myzus cerasi* x *Myzus lythri* eine intermediäre Fundatrix (nicht publiziert).

den Aphidengruppen gefunden werden. Der spezifische taxonomische Wert solcher Unterscheidungsmerkmale bleibt aber oft zweifelhaft, schon deshalb, weil oft nur die modifikatorische Variabilität einer Population, nicht aber die genetische Variabilität der Art oder Rasse erfaßt wird. Es gibt außerdem Anzeichen dafür, daß manche dieser morphologischen Charaktere, insbesondere z.B. die Größe und die Färbung der Tiere, in gewissen Grenzen auch von der Art des Substrates mitbestimmt werden. So sind aptere Virgines von *D. jaceae henrichi* ex *Serratula* häufig auffallend rotbraun (wie *D. minor*), auf *Carduus* aber meist besonders dunkel (wie *D. aeneus*) gefärbt; sie nähern sich also - besonders bei längeren Zuchten - im Habitus jeweils der für das Substrat spezifischen *Dactynotus*-Art. Ebenso kann in der *Jaceae*-Gruppe die Konvergenz in den Größenunterschieden der einzelnen Blattlausrassen, gezüchtet auf ihrem spezifischen Wirt, (Tab. 15) und denen von *D. jaceae henrichi* - Imagines, auf den gleichen Wirten aufgewachsen, (Tab. 8) kaum als Zufall bezeichnet werden. Die unterschiedliche Körperlänge eines Tieres auf verschiedenen Wirten ist demnach hier weniger eine Folge des Präferenzverhaltens als ein echter substratbedingter Effekt. Umgekehrt aber können dann die Größenunterschiede der einzelnen Formen der *Jaceae*-Gruppe in gewissem Grade auch nur als sekundär, vom unterschiedlichen Präferenzverhalten der Tiere abhängig betrachtet werden. Mit der Körpergröße könnte sogar die zum Teil von ihr abhängige Fertilität an Bedeutung als echtes unterscheidendes Charakteristikum verlieren: ") Der Wert solcher "sekundärer" Merkmale für die Aufspaltung eines Artenkomplexes steht und fällt mit der Strenge und Konstanz der Nahrungsspezialisierung.

Nach der heutigen Ansicht führte die phylogenetische Entwicklung bei den Aphiden von polyphagen Stammformen mit der Spezialisierung auf bestimmte Futterpflanzen zum Herausdifferenzieren jeweils mehrerer monophager Blattlausarten (MORDVILKO, 1934; BÖRNER, 1939; HILLEBRIS LAPBERS, 1950; F.P.MÜLLER, 1956). Die morphologische Uniformität innerhalb unseres Formenkreises, sowie die noch vorhandene Pluripotenz und die Möglichkeit der Umstimmung in der Nahrungswahl zeigen, daß hier die Assoziation der einzelnen Formen an "ihre" Futterpflanze wenig vollkommen und die Artenabgliederung vielleicht noch nicht

*) Echte rassenspezifische Virulenzunterschiede - bei der Zucht auf den gleichen Pflanzen kennen wir von *Acyrtosiphon pisum* (HARRINGTON, 1943, 1945) und *Rhopalosiphum maidis* (PATHAK & PAINTER, 1958), konstante Farbunterschiede bei Rassen von *Myzus persicae* (F.P.MÜLLER, 1958).

abgeschlossen ist. Als echte Art kann von den hier untersuchten Tieren der Jaceae-Gruppe eigentlich nur *D. montanivorus* isoliert werden, während die Eigenständigkeit selbst von *D. aeneus* trotz seiner geringen Affinität zu allen Centaureen wegen der leichten Bastardierbarkeit mit *D. jaceae* und jener mysteriösen Umstimmung von *D. jaceae henrichi* auf *Carduus* nicht sicher ist. Alle andern zeigen schon in ihren potentiellen Wirtsspektren so weitgehende Konvergenzen, daß eine Aufgliederung in Subspecies den vorhandenen Unterschieden bereits hinreichend gerecht werden kann. BÖRNER's rigorose Aufteilung mancher Formkomplexe in lauter selbständige Arten (s.hierzu BÖRNER, 1952, S. 142) erscheint nicht nur bisweilen ungenügend fundiert, sondern ist vielfach wegen des Fehlens brauchbarer morphologischer Unterscheidungsmerkmale auch praktisch wertlos (vgl. F.P.MÜLLER, 1956). Unterschiede allein in der Wirtsspezifität dürfen besonders dann nicht überbewertet werden, wenn - wie bei *D. jaceae* s.str. und ssp. *reticulatus* oder bei *D. cichorii grossus* und ssp. *leontodontis* - bei dem durchaus möglichen gelegentlichen spontanen Auftreten von (wenigstens bis zur nächsten bisexuellen Fortpflanzung entwicklungsfähigen) Bastarden das genetische Material noch vermischt und ausgetauscht werden kann. Der erhöhte Selektionsdruck auf die Hybriden (geringere Virulenz auf beiden Elternpflanzen auch bei intermediärer Wirtsspezifität) wird hierbei dafür sorgen, daß die verschiedene Nahrungsspezialisierung der Eltern trotz ihrer Bastardierbarkeit auf die Dauer nicht verwischt wird.

VII. Zusammenfassung.

1) Mit Hilfe des Wirtswahlversuchs (Mehrpflanzenangebot) und des Fecundity-Testes (Übertragung auf einzelne Pflanzen) werden die Wirtsspektren der zur Jaceae-Gruppe zählenden, mono- und oligophagen Aphidenarten *Dactynotus jaceae* s.lat., *D. montanivorus*, *D. minor* und *D. aeneus* und von *D. cichorii* s.lat. festgestellt.

2) Als Maß für die Wirtseignung einer Pflanze dient ihre "Suszeptibilität" im Fecundity-Test, die sich aus der Lebensdauer der übertragenen apteren Virgines, aus deren Fertilität und aus der Mortalität der Junglarven errechnen läßt. Die Testpflanzen lassen sich nach ihrer relativen Qualität zum spezifischen Hauptwirt der untersuchten

Blattlaus in 3 Klassen einteilen. Einzelne von ihnen stellen als "neutrale" Pflanzen erstklassige Substrate für mehrere Aphidenformen dar; vor allem aber in der Zahl der zweitklassigen Wirte kommt die noch vorhandene Pluripotenz in der Wirtswahl einer Blattlaus deutlich zum Ausdruck.

3) Die Ablehnung einer nicht spezifischen Pflanze beruht in erster Linie auf einer Präferenzresistenz, also auf einer Minderung der Saugbereitschaft der Tiere; mit der abnehmenden Quantität an aufgenommenener Nahrung sinkt die Fertilität und erhöht sich die Mortalität von Virgines und Larven.

4) Geringere Wirtseignung bedeutet Verzögerung der Larvalentwicklung; die Größe der erzielten Imagines scheint dagegen nicht allein von der Akzeptabilität der Pflanze abhängig, sondern wenigstens zum Teil pflanzenspezifisch zu sein. Ein Einfluß der Wirtsqualität des Substrates auf die Morphendetermination konnte nicht festgestellt werden.

5) Aus der relativen Stellung der einzelnen Pflanzen in den Wirtskreisen der verschiedenen Aphidenformen ergeben sich gewisse Konvergenzen zu ihrer botanischen Verwandtschaft.

6) Die Monophagie einer Blattlaus erscheint im Fecundity-Test bei hohen Temperaturen strenger als bei tiefen. Die Optimaltemperatur für die Populationsvermehrung ist auf ungünstigen Wirten niedriger als auf sehr günstigen.

7) Die Bedeutung des physiologischen Zustandes einer Pflanze für ihre Wirtseignung wird bei beiden Versuchsmethoden deutlich. Die Suszeptibilität eines optimalen Wirtes ist während des Wachstums der Pflanze besonders hoch. Sprosse von zweitklassigen Wirten zeigen den höchsten Resistenzgrad im assimilatorisch-aktiven (aber baustoffwechsel-inaktiven) Knospenstadium; in der Wachstumsphase und vor allem während der Seneszenz ist ihre Besiedlungsfähigkeit in der Regel wesentlich größer. Von Pflanzen der Qualitätsklasse III werden höchstens noch absterbende, vergilbende Gewebe, bisweilen auch die Blütenblätter akzeptiert.

8) Geflügelte Imagines zeigen im Vergleich zur apteren Virgo eine geringere Affinität zur unteroptimalen Pflanze, aber trotzdem eine längere Lebensdauer auf diesem Substrat. Die reproduktive Reifung ist bei Alaten auf ungünstigen Wirten stark verzögert.

9) Fundatrix-Larven können sich im Frühjahr unter Umständen auch auf nichtspezifischen Substraten bis zur Imago entwickeln; erst die

erwachsene Fundatrix lehnt solche Ersatzwirte strenger ab. Bei den Sexualweibchen scheint die Nahrungsspezialisierung weniger streng zu sein als bei apteren Virgines.

10) Bei der Zucht auf einem Fremdsupstrat über 1 oder noch mehr über 2 Generationen steigt dessen relative Wirtseignung; der Grad der Gewöhnung an das neue Substrat läßt sich dann aber im Dauerzuchtversuch in der Regel nicht mehr weiter steigern. Normalerweise bleibt hierbei die Affinität der Laus zu ihrem spezifischen Hauptwirt erhalten; ihre Virulenz nimmt ab. Adaptationsversuche über einen neutralen Zwischenwirt blieben erfolglos.

11) In zwei Einzelfällen gelang bei *D. jaceae henrichi* eine totale Umstimmung der Nahrungsspezifität; mit der (modifikatorischen) Prägung auf *Carduus* bzw. *Centaurea jacea* ging die Affinität der Tiere zu ihrem spezifischen Wirt *Centaurea scabiosa* völlig verloren.

12) In systematischen Bastardierungsversuchen werden Kreuzungen zwischen einem großen Teil der untersuchten Aphiden-Arten und -Rassen durchgeführt. Die Paarung der Eltern gelingt stets ohne Schwierigkeit, doch nimmt die Zahl der nach der Begattung abgelegten Eier und der hieraus sich entwickelnden Fundatrixlarven mit dem Grad der Verwandtschaft der Parentes ab.

13) Die F₁-Bastarde zeigen je nach Elternkombination eine unterschiedliche Nahrungsspezialisierung. Bei intermediärer Vererbung der Wirtsspezifität können beide Elternpflanzen für den Bastard nahezu optimale Substrate abgeben oder aber so sehr an Wirtseignung verlieren, daß eine Zucht nur auf neutralen, für beide Eltern akzeptablen Wirten erfolgreich durchgeführt werden kann. Die Bastarde von *D. aeneus* ♀ x *D. jaceae* s.lat. ♂ waren dagegen nur auf *Carduus*, dem Hauptwirt des weiblichen Elters, zu züchten.

14) Das Prinzip der Nahrungsspezifität und die Bedeutung dieser Spezialisierung für die taxonomische Aufgliederung der beiden morphologisch sehr einheitlichen Blattlausformenkomplexe wird diskutiert.

Schriftenverzeichnis.

- ACKERMAN, L. (1926). The physiological basis of wing-production in the grain aphid. J. exp. Zool., 44: 1-61.
- ARENZ, B. (1951). Weitere Ergebnisse über die Resistenz der Kartoffel gegen die Pfirsichblattlaus. Z. PflBau, 2: 63-67.
- AUCLAIR, J.L. (1958). Honeydew excretion in the Pea aphid, *Acyrtosiphon pisum* (Harr.) (Homoptera, Aphididae). J. Ins. Phys., 2: 330-337.
- BANKS, C.J. & NIXON, H.L. (1958). Effects of the ant, *Lasius niger* L., on the feeding and excretion of the Bean aphid, *Aphis fabae* Scop. J. exp. Biol., 35: 703-711.
- (1959). The feeding and excretion rates of *Aphis fabae* Scop. on *Vicia faba* L. Ent. exp. & appl., 2: 77-81.
- BARKER, J.S. & TAUBER, O.E. (1951 a). Development of green peach aphid as affected by nutrient deficiencies in a host, *Nasturtium*. J. ec. Ent., 44: 125.
- (1951 b). Fecundity of and plant injury by the pea aphid as influenced by nutritional changes in the garden pea. J. ec. Ent., 44: 1010-1012.
- (1954). Fecundity of the Pea aphid of garden Pea under various combinations of light, moisture and nutrients. J. ec. Ent., 47: 113-116.
- BODENHEIMER, F.S. & SWIRSKI, E. (1957). The Aphidoidea of the Middle East. Jerusalem: Weizmann Sci. Press of Israel, 378 pp.
- BONNEMAISON, L. (1950). Remarques sur les facteurs d'apparition des ailes chez les Aphididae. VIII. Int. Congr. Ent. Stockholm: 199-203.
- (1951). Contribution à l'étude des facteurs provoquant l'apparition des formes ailées et sexuées chez les Aphididae. Ann. Inst. Nat. Rech. agr. Sér. C, 2: 1-380.
- BÖRNER, C. (1939). Anfälligkeit, Resistenz und Immunität der Reben gegen die Reblaus. Allgemeine Gesichtspunkte zur Frage der Spezialisierung von Parasiten: die harmonische Beschränkung des Lebensraumes. Z. hyg. Zool. Schädlingsbek., 31: 274-285, 301-308, 325-334.
- (1940). Neue Blattläuse aus Mitteleuropa. Naumburg: Selbstverl. d. Autors, 4 pp.
- (1950). Neue Blattläuse aus Mitteleuropa. Naumburg: Selbstverl. d. Autors, 19 pp.
- (1952). Europae Centralis Aphides. Die Blattläuse Mitteleuropas. Mitt. Thürig. Bot. Ges. Beih. 3, Weimar: 484 pp.
- BOHNER, C. & FRANZ, H. (1956). Die Blattläuse des Nordostalpengebietes und seines Vorlandes. Österr. Zool. Z., 6: 297-411.
- BÖRNER, C. & HEINZE, K. (1957). In SORAUER, P., Handb. Pflanzenkrankheiten. Verl. P. Parey, Berlin und Hamburg, 577 pp.
- BÖRNER, C. & JANISCH, R. (1922). Zur Lebensgeschichte und Bekämpfung der "Schwarzen Blattläuse". NachrBl. dtsh. PflschutzbD., 2: 65-67.
- BROADBENT, L. (1949 a). Factors affecting the activity of alatae of the aphids *Myzus persicae* (Sulzer) and *Brevicoryne brassicae* L. Ann. appl. Biol., 36: 40-62.

- BROADBENT, L. (1949 b). The grouping and overwintering of *Myzus persicae* Sulz. on *Prunus* species. *Ann. appl. Biol.*, 36: 334 - 340.
- (1950). Factors affecting aphid flight. VIII. *Int. Ent. Congr.* Stockholm, 619 - 621.
- (1951). Aphid excretion. *Proc. Roy. ent. Soc. London*, 26: 97 - 103.
- BROADBENT, L., CHAUDHURI, R.P. & KAPICA, L. (1950). The spread of virus diseases to single potato plants by winged aphids. *Ann. appl. Biol.*, 37: 355 - 362.
- BUHR, H. (1937). *Parasitenbefall und Pflanzenverwandtschaft*. *Englers Bot. Jb.*, 68: 142 - 198.
- CANDOLLE, A.P. DE (1837). *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*. Bd. 6. Paris.
- CARTIER, J.J. & PAINTER, R.H. (1956). Differential reactions of two biotypes of the corn leaf aphid to resistant and susceptible varieties, hybrids and selections of sorghums. *J. ec. Ent.*, 49: 498 - 508.
- CRONQUIST, A. (1955). Phylogeny and taxonomy of the Compositae. *Amer. Midland Naturalist*, 53: 478 - 511.
- DAHMS, R.G. & PAINTER, R.H. (1940). Rate of reproduction of the pea aphid on different alfalfa plants. *J. ec. Ent.*, 33: 482 - 485.
- DAVIDSON, J. (1921). Biological studies of *Aphis rumicis* Linn. 1746. *Ann. appl. Biol.*, 8: 51 - 65.
- (1922). Biological studies of *Aphis rumicis* L. Reproduction on varieties of *Vicia faba*. *Ann. appl. Biol.*, 9: 135 - 145.
- (1923). Biological studies of *Aphis rumicis* Linn. The penetration of plant tissues and the source of food supply of the aphids. *Ann. appl. Biol.*, 10: 35 - 54.
- (1925). Biological studies of *Aphis rumicis* Linn. Factors affecting the infestation of *Vicia faba* with *Aphis rumicis*. *Ann. appl. Biol.*, 12: 472 - 507.
- DETHIER, V.G. (1947). Chemical insect attractants and repellents. Blakiston, Philadelphia.
- (1953). Host plant perception in insects. IX. *Int. Congr. Ent.* Amsterdam, 2: 81 - 89.
- (1954). Evolution of feeding preferences in phytophagous insects. *Evolution*, 8: 33 - 54.
- DUNN, U.A. & WRIGHT, D.W. (1955). Overwintering egg populations of the pea aphid in East angia. *Bull. Ent. Res.*, 46: 389 - 392.
- EL-ZIADY, S. (1960). Further effects of *Lasius niger* L. on *Aphis fabae* Scopoli. *Proc. R. ent. Soc. London*, A, 35: 30 - 38.
- EL-ZIADY, S. & KENNEDY, J.S. (1956). Beneficial effects of the common garden ant, *Lasius niger* L., on the black bean aphid, *Aphis fabae* Scopoli. *Proc. R. ent. Soc. London*, A, 31: 61 - 65.
- EMERY, W.T. (1946). Temporary immunity in alfalfa ordinarily susceptible to attack by the pea aphid. *J. agr. Res.*, 73: 33 - 43.
- ENGLER, A. & PRANTL, K. (1897). *Die natürlichen Pflanzenfamilien*. Leipzig.

- EVANS, A.C. (1958). Physiological relationships between insects and their hostplants. I. The effect of the chemical composition of the plant on reproduction and production of winged forms in *Brevicoryne brassicae* L. (Aphididae). *Ann. appl. Biol.*, 25: 558 - 572.
- FISCHER, E. & GAUMANN, E. (1929). *Biologie der pflanzenbewohnenden parasitischen Pilze*. G. Fischer Verl. Jena, 428 pp.
- FLUITER, H.J. DE (1949). Over de voedselplanten van de zwarte bonenluis, *Aphis (Doralis) fabae* Scop. *Tijdschr. Plantenziekten*, 55: 69 - 87.
- (1950). De invloed van de daglengte en temperatuur op het optreden van de geslachtsdieren bij *Aphis fabae* Scop., de zwarte bonenluis. *Tijdschr. Plantenziekten*, 56: 265 - 285.
- Fluiter, H.J. DE & VAN DER MEER, F.A. (1952). Waarnemingen omtrent enkele bladluizen van framboos en braam (Rhynch., Aph.). 84. Win-terverg. *Nederl. Ent. Ver.*, 107 - 112.
- FRAENKEL, G. (1953 a). The nutritional value of green plants for insects. *IX. Int. Congr. Ent. Amsterdam*, 2: 90 - 100.
- (1953 b). Insects and plant biochemistry: the specificity of food plants for insects. *Proc. 14. Int. Congr. Zool. Copenhagen*: 363.
- (1959). The raison d'etre of secondary plant substances. These odd chemicals arose as a means of protecting plants from insects and now guide insects to food. *Science* 129: 1466 - 1470.
- FRANSSSEN, C.J.H. (1927). *Aphis fabae* Scop. en aanverwante Soorten in Nederland. *Diss. Wag. u. Tijdschr. Plantenziekten*, 33: 1 - 90.
- (1930). Die Biologie und Systematik der europäischen "Schwarzen Blattläuse" unter besonderer Berücksichtigung der "Niederländischen Arten". *Z. ang. Ent.*, 17: 106 - 145.
- FRIEDERICH, K. (1930). *Die Grundfragen und Gesetzmäßigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie*. Berlin.
- FRIEND, W.G. (1958). Nutritional requirements of phytophagous insects. *Biol. Rev. Ent.*, 3: 57 - 74.
- GEBELEIN, H. & HEITE, H.J. (1951). *Statistische Urteilsbildung*. Springer Verl. Heidelberg, 192 pp.
- GRAHAM, H.M. (1959). Effects of temperature and humidity on the biology of *Therioaphis maculata* (Buckton). *Univ. Calif. Publ. Ent.*, Berkely, 16: 47 - 80.
- GREGORY, L.H. (1917). The effect of starvation on the wing-development of *Microsiphum destructor*. *Biol. Bull.*, 33: 296 - 303.
- GRISON, P. (1958). L'influence de la plante-hôte sur la fécondité de l'insecte phytophage. *J. exp. & appl.*, 1: 73 - 93.
- HABER, E.S. & GAESSLER, W.G. (1942). Sugar content of sweet corn pollen and kernels of inbred and hybrid strains susceptible to tassel infestation by aphids. *Amer. Coc. Hort. Sci. Proc.*, 40: 429 - 431.
- HAINE, E. (1954). Studien und Experimente zur Frage des Populations- und Massenwechsels und des Flugverhaltens virusübertragender Blattläuse. *Anzeiger Schädlingkunde*, 27: 55 - 59.
- (1955 a). Aphids take-off in controlled wind speeds. *Nature*, 175: 474.
- (1955 b). Beobachtungen über das Flugstartverhalten und die Dauer der Flugfähigkeit der Männchen von *Periphyllus acer acericola* Wlk. *Anzeiger Schädlingkunde*, 28: 67 - 70.

- HAINE, E. (1957). Periodicity in aphid moulting and reproduction in constant temperature and light. *Z. ang. Ent.*, 40: 99 - 124.
- HARRINGTON, C.D. (1943). The occurrence of physiological races of the pea aphid. *J. ec. Ent.*, 36: 118 - 119.
- (1945). Biological races of the pea aphid. *J. ec. Ent.*, 38: 12 - 22.
- HARRINGTON, C.D. & SEARLS, E.M. (1940). Influence of the physiological age of the pea plant on its recovery from aphids damage. *J. agr. Res.*, 60: 157 - 161.
- HAYEK, H. VON (1901). Die Centaurea-Arten Österreich-Ungarns. *Denkschr. Acad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl.*, 70: 585 - 773.
- HEGI, G. (1906 - 1933). *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. München.
- HENNIG, E. (1959). Untersuchungen am Saugakt von *Aphis fabae* Scop. mit 32p. *Naturwiss.*, 46: 410 - 411.
- HERING, E.M. (1941). *Acinia corniculata* Fall. in der Mark. *Märkische Tierwelt*, 4: 281 - 284.
- (1950). Monophagie und Xenophobie. Die Nahrungswahl phytophager Insekten und die geographische Herkunft ihrer Wirtspflanzen. *Natw.*, 37: 531 - 536.
- (1955). Die Nahrungswahl phytophager Insekten. *Verh. Dtsch. Ges. angew. Ent.*, 13. Mitglvers., Berlin: 29 - 38.
- HILLE RIS LAMBERS, D. (1939). Contribution to a monograph of the Aphididae of Europe. II. The genera *Dactynotus* Rafinesque, 1818; *Staticobium* Mordvilko, 1914; *Macrosiphum* Passerini, 1860; *Masonaphis* nov.gen.; *Pharalis* Leach, 1826. *Temminckia*, 4: 1 - 134.
- (1947). Notes on the genus *Periphyllus* v.d. Hoeven (Hom., Aph.). *Tijdschr. Ent.*, 88: 225 - 242.
- (1949). Contribution to a monograph of the Aphididae of Europe. IV. *Temminckia*, 8: 182 - 323.
- (1950 a). Hostplants and aphid classification. VIII. Int. Congr. Ent. Stockholm: 141 - 144.
- (1950 b). On mounting aphids and other softskinned insects. *Ent. Ber.*, 13: 55 - 58.
- (1953). Contribution to a monograph to the Aphididae of Europe. V. *Temminckia* 9: 1 - 176.
- HOFFMANN, O. (1897). *Compositae*. In ENGLER & PRANTL: Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, Teil IV, Abt. 5: 87 - 387.
- HOWITT, A.J. & PAINTER, R.H. (1956). Field and greenhouse studies regarding the sources and nature of sorghum (*Sorghum vulgare* Pers.) resistance to the corn leaf aphid, *Rhopalosiphum maidis* (Fitch). *Agr. exp. Stat. Bull. Kansas*, 82: 38 pp.
- IBBOTSON, A. & KENNEDY, J.S. (1950). The distribution of aphid infestation in relation to leaf age. II. The progress of *Aphis fabae* Scop. infestations on sugar beet in pots. *Ann. appl. Biol.*, 37: 680 - 696.
- (1951). Aggregation in *Aphis fabae* Scop. I. Aggregation on plants. *Ann. appl. Biol.* 38: 65 - 78.
- (1959). Interaction between walking and probing in *Aphis fabae* Scopoli. *J. exp. Biol.*, 36: 377 - 390.

- JACOB, F.H. (1945). Notes on the classification of the British species of "Black Aphides" (Hemiptera, Aphididae). Proc. R. ent. Soc. London, B, 14: 102 - 110.
- (1949). A study of *Aphis sambuci* L. (Hemiptera, Aphididae) and a discussion of its bearing upon the study of the "Black Aphids". Proc. R. ent. Soc. London, 24: 90 - 110.
- JANISCH, R. (1926). Lebensweise und Systematik der "Schwarzen Blattläuse". Arb. Biol. Reichsanst., 14: 291 - 366.
- JOHNSON, R. (1953). Flight muscles autolysis and reproduction in *Aphis*. Nature, 172: 813.
- (1954 a). Effect of flight on behaviour of *Aphis fabae* Scop. Nature, 173: 831.
- (1954 b). The flight capacity of aphids in relation to the spread of viruses. Proc. II. Conf. Potato Virus Diseases, Lisse-Wageningen: 70 - 74.
- (1956). Function of the antennae of aphids during flights. Austr. J. Sci., 18: 199 - 200.
- (1957). Studies on the degeneration of the flight muscles of alate aphids. I. A comparative study of the occurrence of muscle breakdown in relation to reproduction in several species. J. Ins. Phys. 1: 248 - 256.
- (1958). Factors affecting the locomotor and settling responses of alate aphids. Animal Behaviour, 6: 9 - 26.
- (1959). Studies on the degeneration of the flight muscles of alate aphids. II. Histology and control of muscle breakdown. J. Ins. Phys., 3: 367 - 377.
- JOHNSON, C.G. (1951). The study of wind-borne insect populations in relation to terrestrial ecology, flight periodicity and the estimation of aerial populations. Sci. Progr., 153: 41 - 62.
- (1952). The changing numbers of *Aphis fabae* Scop., flying at crop level, in relation to current weather and to the population on the crop. Ann. appl. Biol., 39: 525 - 547.
- (1954). Aphid migration in relation to weather. Biol. Rev., 29: 87 - 118.
- JOHNSON, C.G., HAINE, F., COCKBAIN, A.J. & TAYLOR, L.R. (1957). Moulting rhythm in the alienicolae of *Aphis fabae* Scop. (Hemiptera: Aphididae) in the field. Ann. appl. Biol., 45: 702 - 708.
- JOHNSON, C.G. & TAYLOR, L.R. (1957). Periodism and energy summation with special reference to flight rhythms in aphids. J. exp. Biol., 34: 209 - 221.
- JOHNSON, C.G., TAYLOR, L.R. & HAINE, F. (1957). The analysis and reconstruction of diurnal flight curves in alienicolae of *Aphis fabae* Scop. Ann. appl. Biol., 45: 682 - 701.
- JONES, M.G. (1942 a). The summer hosts of *Aphis fabae* Scop. Bull. ent. Res., 33: 161 - 169.
- (1942 b). A description of *Aphis* (*Doralis*) *rumicis* L. and comparison with *Aphis* (*Doralis*) *fabae* Scop.. Bull. ent. Res., 33: 5 - 20.

- JONES, M.G. (1944). The structure of the antennae of *Aphis (Doralis) fabae* Scopoli, and of *Melanoxantharium salicis* L. (Hemiptera), and some experiments on olfactory responses. Proc. R. ent. Soc. London, 19: 13 - 22.
- KENNEDY, J.S. (1950). Host-finding and host alternation in aphids. VIII. Int. Congr. Ent. Stockholm (1948): 423 - 426.
- (1953). Host plant selection in Aphididae. IX. Int. Ent. Congr. Amsterdam: 106 - 110.
- (1958 a). Host-plant condition and aphid attack. Ent. exp. & appl., 1: 50 - 65.
- (1958 b). The experimental analysis of aphid behaviour and its bearing on current theories of instinct. Proc. X. Int. Congr. Ent. Montreal, 2: 397 - 404.
- KENNEDY, J.S. & BOOTH, C.O. (1950). Methods for mass rearing and investigation the host relations of *Aphis fabae* Scop. Ann. appl. Biol., 37: 451 - 470.
- (1951). Host alternation in *Aphis fabae* Scop. I. Feeding preferences and fecundity in relation to the age and kind of leaves. Ann. appl. Biol., 38: 25 - 64.
- (1954). Host alternation in *Aphis fabae* Scop.. II. Changes in the aphids. Ann appl. Biol., 41: 88 - 106.
- (1959). Responses of *Aphis fabae* Scop. to water shortage in host plants in the field. Ent. exp. & appl., 2: 1 - 11.
- KENNEDY, J.S., IBBOTSON, A. & BOOTH, C.O. (1950). The distribution of aphid infestation in relation to leaf age. I. *Myzus persicae* (Sulz.) and *Aphis fabae* Scop. on spindle trees and sugar-beet plants. Ann. appl. Biol., 37: 651 - 679.
- KENNEDY, J.S., LAMB, K.P. & BOOTH, C.O. (1958). Responses of *Aphis fabae* Scop. to water shortage in host plants in pots. Ent. exp. & appl., 1: 274 - 291.
- KENNEDY, J.S. & STROYAN, H.L.G. (1959). Biology of aphids. Ann. Rev. Ent., 4: 139 - 160.
- KENTEN, J. (1955). The effect of photoperiod and temperature on reproduction in *Acyrtosiphon pisum* (Harris) and on the forms produced. Bull. ent. Res., 46: 599 - 624.
- KRONENBERG, H.G. & DE FLUITER, H.J. (1952). Resistentie van de grote frambozenluis, *Amphorophora rubi* Kalt. Tijdschr. Plantenziekten, 57: 114 - 123.
- LAMB, K.P. (1955). Physiological relations between aphids and their host plants with special reference to wilting. Ph.D.thesis, University of Cambridge.
- LEES, A.D. (1959). The role of photoperiod and temperature in the determination of parthenogenetic and sexual forms in the aphid *Megoura viciae* Buckton. I. The influence of these factors on apterous virginoparae and their progeny. J. Ins. Phys., 3: 92 - 117.
- (1960 a). --- II. The operation of the interval timer in young clones. J. Ins. Phys., 4: 154 - 175.
- (1960 b). Some aspects of animal photoperiodism. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 25: 261 - 268.

- LINDEMANN, C. (1948). Beitrag zur Ernährungsphysiologie der Blattläuse. Z. vgl. Phys., 31: 112 - 133.
- LIPKE, H. & FRAENKEL, G. (1956). Insect nutrition. Ann. Rev. Ent., 1: 17 - 44.
- MARKKULA, M. (1955). Biologisch-okologische Untersuchung über die Kohlblattlaus, *Brevicoryne brassicae* L. Ann. Zool. Soc. Vanamo, 15: Nr. 5.
- MAXWELL, G. & PAINTER, R.H. (1959). Factors affecting rate of honeydew by *Therioaphis maculata* (Buck.) and *Toxoptera graminum* (Rond.). J. ec. Ent., 52: 368 - 373.
- MITTLER, T.E. (1954). The feeding and nutrition of aphids. Ph.D.thesis, Univ. of Cambridge, 233 pp.
- (1957). Studies on the feeding and nutrition of *Tuberolachnus salignus* Gmelin (Homoptera, Aphididae). I. The uptake of phloem sap. J. exp. Biol., 34: 334 - 341.
- (1958 a). The excretion of honeydew by *Tuberolachnus salignus* (Gmelin) (Homoptera: Aphididae). Proc. R. ent. Soc. London, A, 33: 49 - 55.
- (1958 b). Studies on the feeding and nutrition of *Tuberolachnus salignus* Gmelin (Homoptera, Aphididae). II. The nitrogen and sugar composition of ingested phloem sap and excreted honeydew. J. exp. Biol., 35:
- MÖRICKE, V. (1941). Zur Lebensweise der Pfirsichlaus (*Myodes persicae* Sulz.) auf der Kartoffel. Bonn, 101 pp.
- (1955). Über die Lebensgewohnheiten der geflügelten Blattläuse (Aphidina) unter besonderer Berücksichtigung des Verhaltens beim Landen. Z. ang. Ent., 37: 29 - 91.
- MOLISCH, H. (1933). Pflanzenchemie und Pflanzenverwandtschaft. G. Fischer Verl. Jena, 118 pp.
- MORDVILKO, A. (1934). On the evolution of aphids. Arch. Naturgesch., N.F., 3: 1 - 60.
- MOSBACHER, G.C. (1959). Eine neue *Dactynotus*-Art von *Centaurea montana* L. (Homoptera, Aphididae). Opuscula Zoologica, München, 33: 1 - 11.
- MÜLLER, F.P. (1954). Holozyklie und Anholozyklie bei der Grünen Pfirsichblattlaus, *Myzodes persicae* (Sulz.). Z. ang. Ent., 36: 369 - 380.
- (1956). Die Futterpflanzen in der Blattlaussystematik (Hom., Aphididae). Ber. Hundertjahrfeier Dtsch. Ent. Ges., Berlin: 93 - 99.
- (1957). Die Hauptwirte von *Myzus persicae* (Sulz.) und von *Aphis fabae* Scop.. NachrBl. dtsch. PflschutD., 7: 21 - 26.
- (1958). Bionomische Rassen der Grünen Pfirsichblattlaus, *Myzus persicae* (Sulz.). Arch. Nat. Meckl., 4: 200 - 233.
- MÜLLER, H.J. (1951). Über die Ursachen der unterschiedlichen Resistenz von *Vicia faba* L. gegenüber der Bohnenblattlaus *Doralis fabae* Scop. III. Über das Wirtswahlvermögen der Schwarzen Bohnenblattlaus *Doralis fabae* Scop.. Züchter, 21: 163 - 179.
- (1953). --- IV. Das Zustandekommen des unterschiedlichen Initialbefalls. Züchter, 23: 176 - 189.
- (1958 a). The behaviour of *Aphis fabae* in selecting its host plants, especially different varieties of *Vicia faba*. Ent. exp. & appl., 1: 66 - 72.

- MÜLLER, H.J. (1958 b). Über die Ursachen der unterschiedlichen Resistenz von *Vicia faba* L. gegenüber der Bohnenblattlaus, *Aphis* (*Doralis*) *fabae* Scop. V. Antibiotische Wirkungen auf die Vermehrungskraft. Ent. exp. & appl., 1: 181-190.
- MÜLLER, H.J. & UNGER, K. (1951 a). Über die Ursachen der unterschiedlichen Resistenz von *Vicia faba* L. gegenüber der Bohnenblattlaus *Doralis fabae* Scop. I. Der Verlauf des Massenwechsels von *Doralis fabae* Scop. in Abhängigkeit vom Witterungsverlauf 1949 in Quedlinburg. Züchter, 21: 1-30.
- (1951 b). --- II. Über die Fluggewohnheiten, besonders das sommerliche Schwärmen, von *Doralis fabae* und ihre Abhängigkeit vom Tagesgang der Witterungsfaktoren. Züchter, 21: 76-89.
- (1952). Über den Einfluß von Licht, Wind, Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf den Befallsflug der Aphiden *Doralis fabae* Scop. und *Mycodes persicae* Sulz. sowie der Psyllide *Trioza nigricornis* Frst.. Züchter, 22: 206-228.
- OLE HEIE, (1960). A list of Danish Aphids. 1.: *Macrosiphoniella Del Guerc.* and *Dactynotus Raf.* Ent. Meddelelser, 29: 193-211.
- OSSIANNILSSON, F. (1959). Contributions to the knowledge of Swedish Aphids. II. List of species with find records and ecological notes. Kungl. Landbrukshogskolans Annaler, 25: 375-527.
- PAECH, K. (1950). Biochemie und Physiologie der sekundären Pflanzenstoffe. Springer Verl. Berlin, 168 pp.
- PÄTAU, K. (1942). Eine neue χ^2 -Tafel. Z. Vererbgs., 80: 558-564.
- (1943). Zur statistischen Beurteilung von Messungsreihen (Eine neue t-Tafel). Biol. ZentrBl., 63: 152-168.
- PAINTER, R.H. (1941). The economic value and biologic significance of insect resistance in plants. J. ec. Ent., 34: 358-367.
- (1951). Insect resistance in crop plants. New York, McMillan & Co. 520 pp.
- (1953). The role of nutritional factors in host plant selection. IX. Int. Congr. Ent. Amsterdam (1951), 2: 101-105.
- (1954). Some ecological aspects of the resistance of crop plants to insects. J. ec. Ent., 47: 1036-1040.
- (1958 a). The study of resistance to aphids in crop plants. X. Int. Congr. Ent., Montreal, 3: 451-458.
- (1958 b). Resistance of plants to insects. Ann. Rev. Ent., 3: 267-290.
- PAINTER, R.H., JONES, E.T., JOHNSTON, C.O. & PARKER, J.H. (1940). Transference of hessian fly resistance and other characteristics of Marquillo spring wheat to winter wheat. Kan. Agr. Sta. Tech. Bull. 49.
- PASCHKE, J.D. (1959). Production of the agamic alate form of the spotted alfalfa aphid, *Therioaphis maculata* (Buckton) (Homoptera: Aphididae). Univ. Calif. Publ. Entom., Berkeley, 16: 125-180.
- PATHAK, M.D. & PAINTER, R.H. (1958). Differential amounts of material taken up by four biotypes of Corn leaf aphid from resistant and susceptible sorghums. Ann. ent. Soc. Amer., 51: 250-254.
- REMAUDIERE, C. (1951). Contribution a l'étude des Aphidoidea de la faune francaise. Aphididae: Dactynotinae et Myzinae (a). Rev. Path. veg. Ent. agr. France, T 30: 125-145.
- ROBERTS, F.M. (1940). Studies on the feeding methods and penetration rates of *Myzus persicae* Sulz., *Myzus circumflexus* Buckt. and *Macrosiphum gei* Koch. Ann. app. Biol., 27: 348-358.

- SCHAFER, C.W. (1938). Physiological conditions which produce wing development in the pea aphid. J. agr. Res., 57: 825-841.
- SCHWARTZ, H. (1932). Der Chromosomenzyklus von *Tetraneura ulmi* de Geer. Z. Zellforschg. mikr. Anat., 15: 645-687.
- SCHWARZ, R. (1959). Biologisch-ökologische Untersuchungen über die Blattläuse der Unkraut- und Ruderalflora Berlins. Beitr. Ent., 9: 473-506.
- SMITH, B.D. (1957). A study of the factors affecting the populations of aphids on *Sarothamnus scoparius* (L.). Ph.D. thesis, Univ. London.
- SMITH, L.M. (1937). Growth, reproduction, feeding and wing development of the mealy plum aphid in relation to climatic factors. J. agr. Res., 54: 345-364.
- STROYAN, H.L.G. (1959). Contributions to the taxonomy of some British species of *Sappaphis* Matsumura, 1918 (Homoptera, Aphidoidea). J. Linn. Soc. London, Zoology, 43: 645-713.
- TAMBS-LYCHE, H. & KENNEDY, J.S. (1958). Relation between growth pattern and resistance to *Aphis fabae* Scopoli in three varieties of field bean (*Vicia faba* L.). Ent. exp. & appl., 1: 225-239.
- Tate, H.D. (1937). Method of penetration, formation of stylet sheaths and sources of food supply of aphids. Iowa state Coll. J. Sci., 2: 185-206.
- TAYLOR, L.R. (1950). Synchronous movement of *Aphis fabae* Scop. (Hem., Aphididae). Ent. mon. Mag., 86: 52.
- (1959). Abortive feeding behaviour in a black aphid of the *Aphis fabae* group. Ent. exp. & appl., 2: 143-153.
- THORSTEINSON, A.J. (1953). The role of host selection in the ecology of phytophagous insect. Can. Entomologist, 85: 276-282.
- (1958). The olfactory and gustatory influence of chemical constituents of plants on food finding and feeding behaviour in phytophagous insects. Ent. exp. & appl., 1: 23-27.
- TRAGER, W. (1947). Insect nutrition. Biol. Rev., 22: 148-177.
- UICHANCO, L. (1924). Studies on the embryology and post-natal development of the Aphididae with special reference to the history of the "symbiotic organ" or "Mycetom". Philp. J. Sci., 24: 143-247.
- UNGER, K. & MÜLLER, H.J. (1953). Studien über die Bedeutung von Witterung und Mikroklima für den Massenwechsel der Schwarzen Bohnenlaus (*Doralis fabae* Scop.). Ang. Meteorologie, 1: 257-275.
- VERSCHAFFELT, E. (1910). The cause determining the selection of food in some herbivorous insects. Proc. Acad. Sci. Amsterdam, 13: 536-542.
- WADLEY, F.M. (1923). Factors affecting the proportion of alate and apterous forms of aphids. Ann. ent. Soc. Amer., 16: 279-303.
- Wagenitz, G. (1955). Pollenmorphologie und Systematik in der Gattung *Centaurea* L. s. lat. Flora, 142: 213-279.
- WALTER, E.V. & BRUNSON, A.M. (1940). Differential susceptibility of corn hybrids to *Aphis maidis*. J. ec. Ent., 33: 623-628.
- WIGGLESWORTH, V.B. (1959). Physiologie der Insekten. Birkhäuser Verl. Basel, 823 pp.
- ZIEGLER, H. (1956). Untersuchungen über die Leitung und Sekretion der Assimilate. Planta, 47: 447-500.

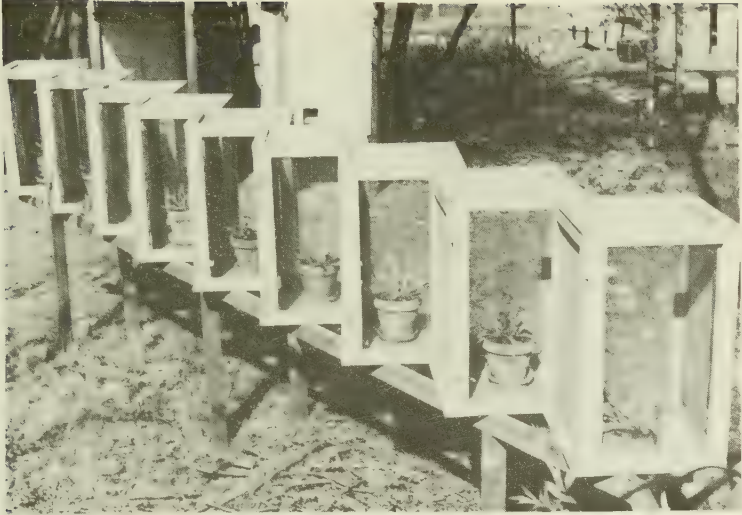


Abb. 1 a



Abb. 1 b

Abb. 1 a-c: Käfige für Blattlaus-
Dauerzuchten.

Abb. 1



Abb. 2



Abb. 2: Zylinder für Blattlauszucht.
(*D. jaceae henrichi* an *Centaurea scabiosa*.)

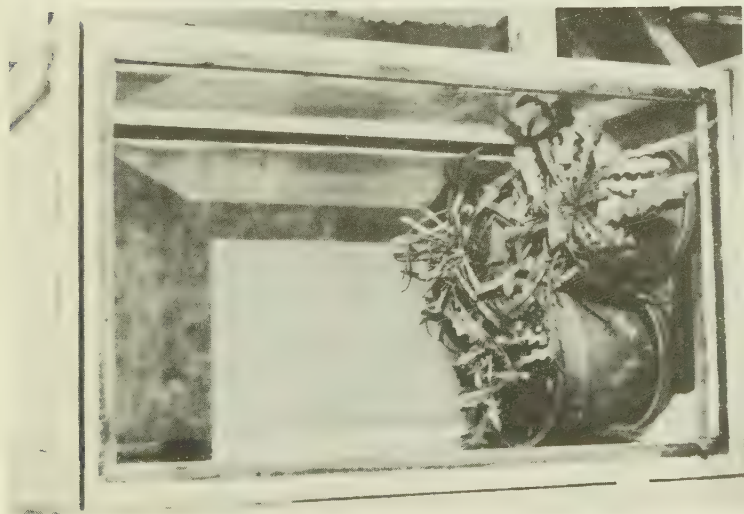


Abb. 3: Käfig mit Pflanzenkombination für den Wirtswahlversuch.



Abb. 4: Recundity-Test-Zylinder (an *Picris hieracioides*).



Abb. 5: Topfzylinder für
Rosettenpflanzen.

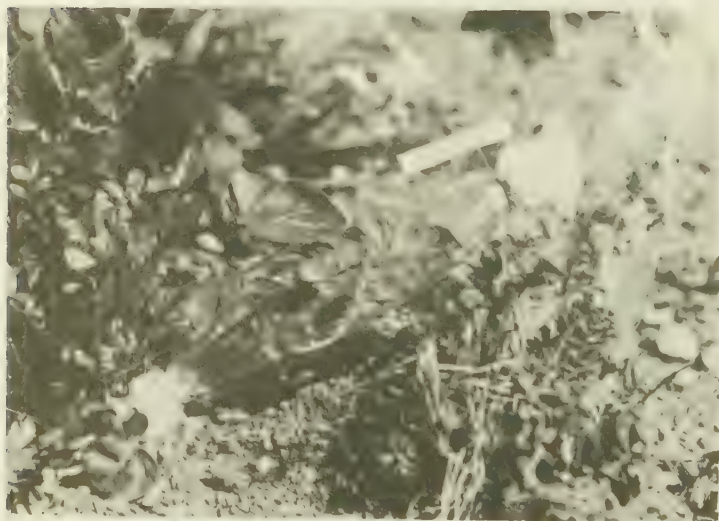


Abb. 6:
Zylinder aus Cello-
phanpapier für junge
Einzeltriebe (an Cen-
taurea scabiosa).

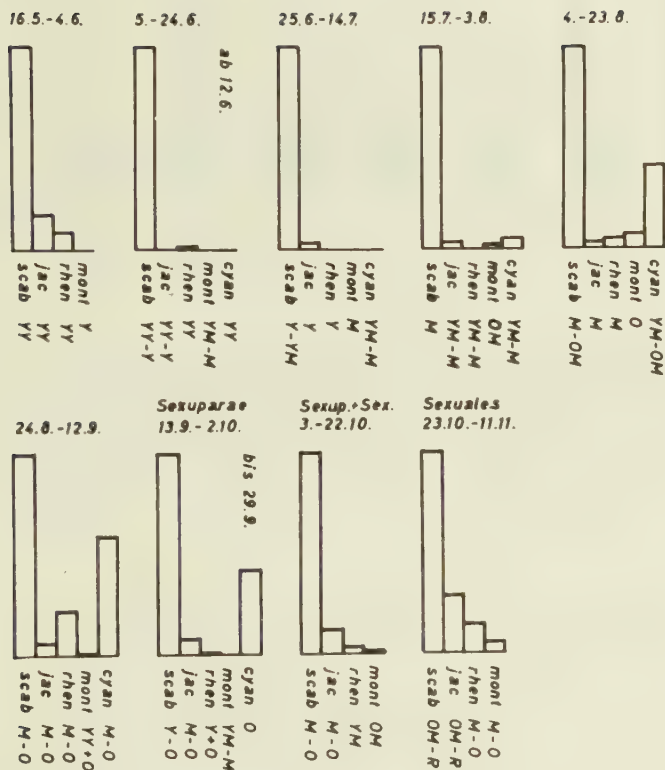


Abb. 7: Ergebnisse der Wirtswahlversuche mit *D. jaceae henrichi*.
 Relativer Befall verschiedener Testpflanzen der Gattung
Centaurea.
 Hauptwirt: *Centaurea scabiosa* = 100%.
 (Abkürzungen und Symbole s.S. III).

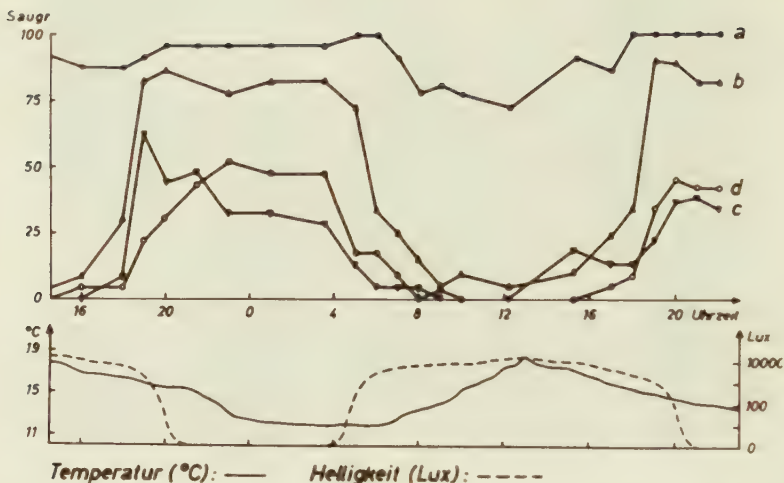


Abb. 8: Tagesschwankungen der Saugrate von *D. jaceae henrichi* in einer Fecondity-Testserie (4. - 34. Stunde nach Versuchsstart).
Versuch S₂ 108/20.7.57: je 2 x 25 aptere Virgines auf YM-Trieben von: *Centaurea scabiosa* (a); *Centaurea jacea angustifolia* (b); *Centaurea rhenana* (d); *Centaurea jacea jacea* (c).

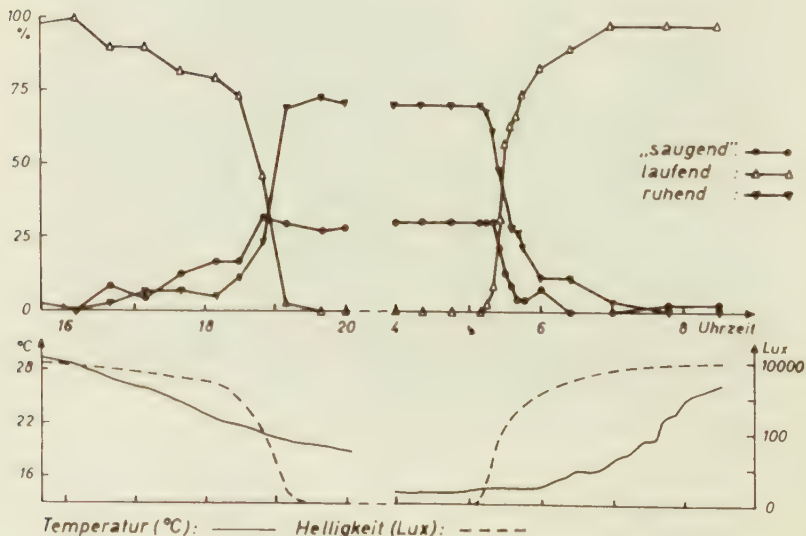


Abb. 9: Tagesrhythmus der Aktivität von *D. aeneus* im Fecundity-Test (4. - 20. Stunde nach Versuchsstart).
Versuch Ae 94/ 6.9.58: 6 x 20 aptere Virgines auf *Centaurea jacea angustifolia* (M-OM).

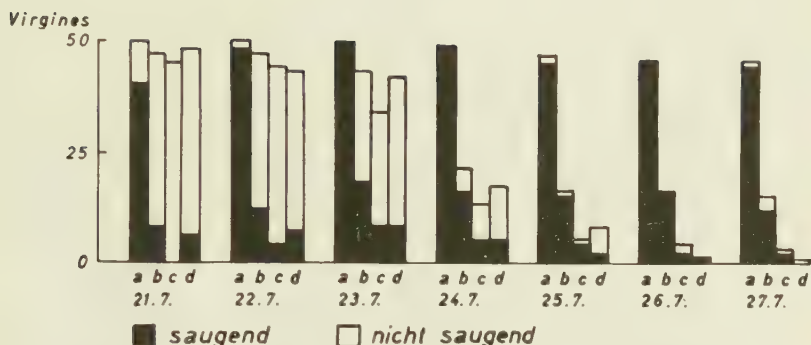
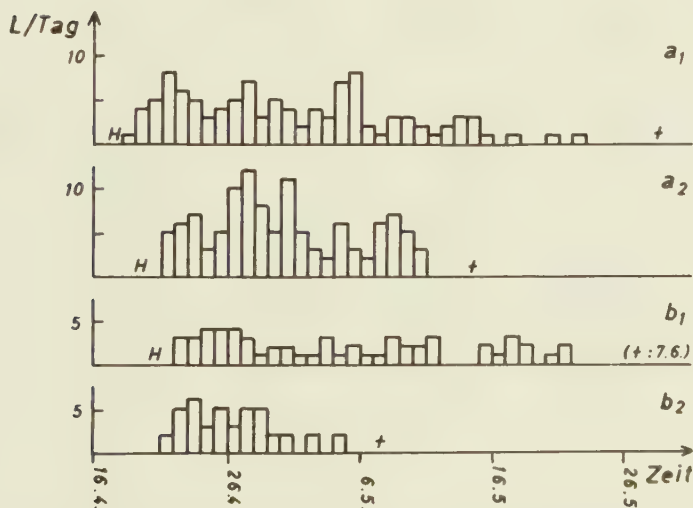


Abb. 10: Saugfrequenz und Lebensdauer apterer Virgines von *D. jaceae henrichi* in einem Fecundity-Test-Beispiel (Versuch S₂ 108 / 1957). Start 20. 7., 12 h mit je 2 x 25 Virgines auf YM-Trieben von: a = *Centaurea scabiosa*, b = *Centaurea jacea angustifolia*, c = *Centaurea jacea jacea* d = *Centaurea rhenana*.



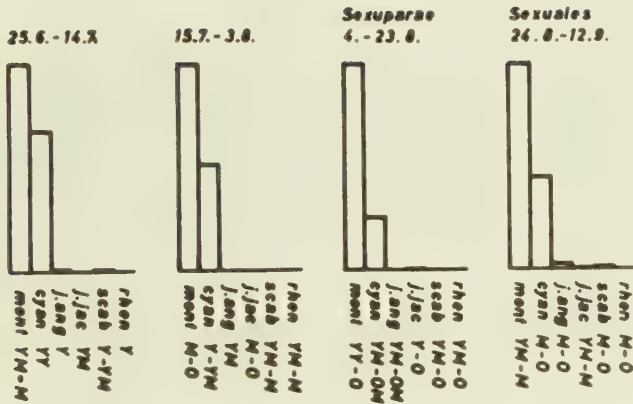


Abb. 13: Ergebnisse der Wirtswahlversuche mit *D. montanivorus*.
 Relativer Befall verschiedener Testpflanzen der Gattung *Centaurea*.
 Hauptwirt: *Centaurea montana* = 100%.
 (Abkürzungen und Symbole s.S. III.)

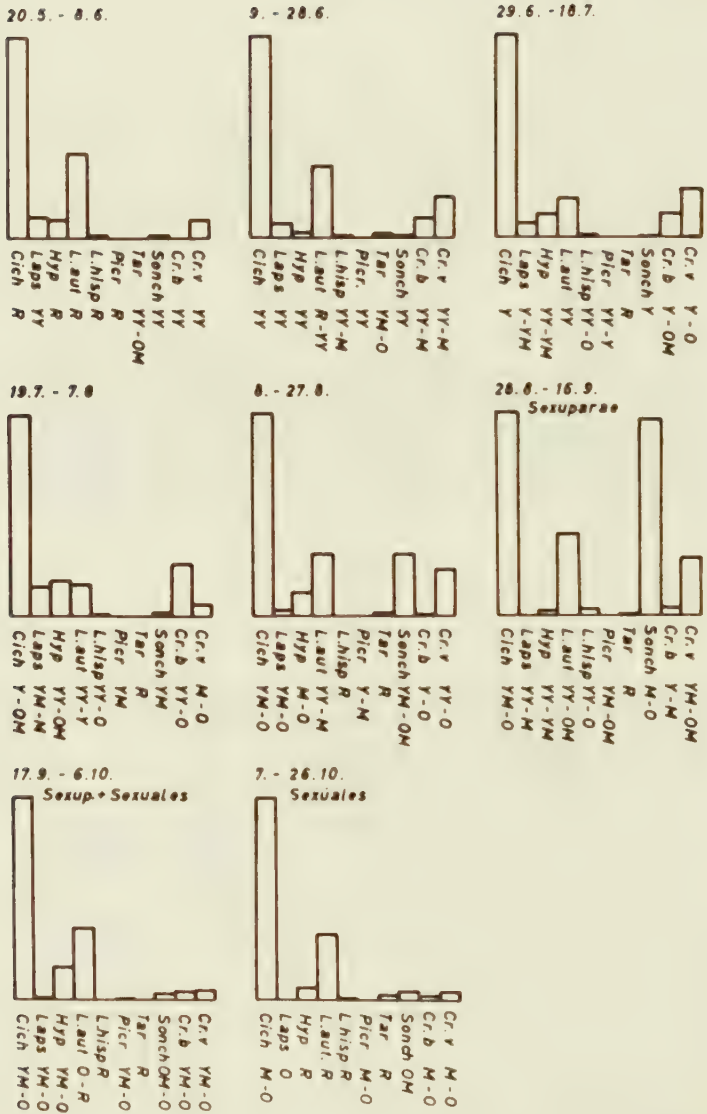


Abb. 14: Ergebnisse der Wirtswahlversuche mit *D. cichorii* s.str.
 Relativer Befall verschiedener Testpflanzen.
 Hauptwirt: *Cichorium intybus* = 100%.
 (Abkürzungen und Symbole s.S. III.)

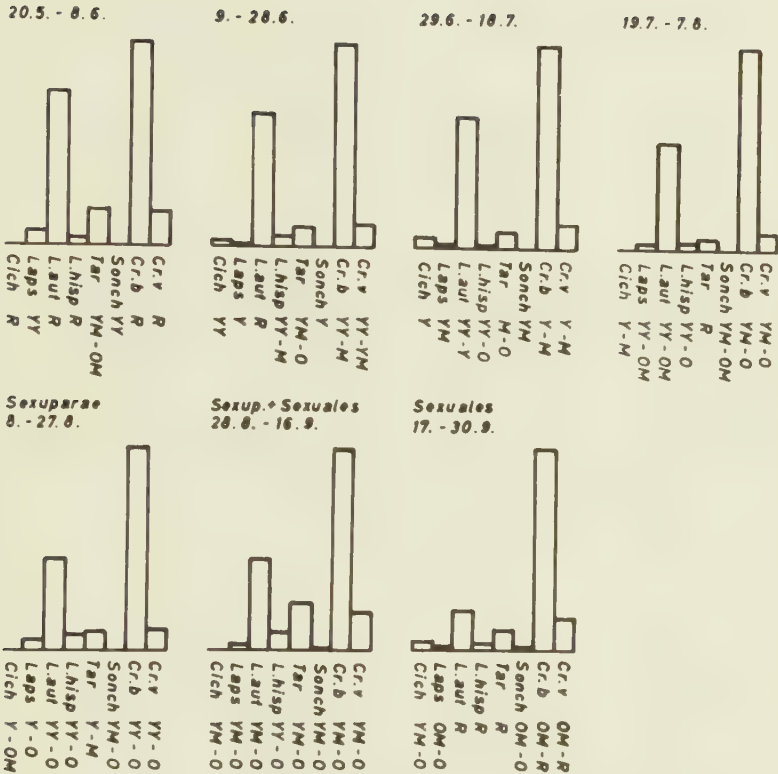


Abb. 15: Ergebnisse der Wirtswahlversuche mit *D. cichorii* ssp. *grossus*.
 Relativer Befall verschiedener Testpflanzen.
 Hauptwirt: *Crepis biennis* = 100%.
 (Abkürzungen und Symbole s.S. III.)

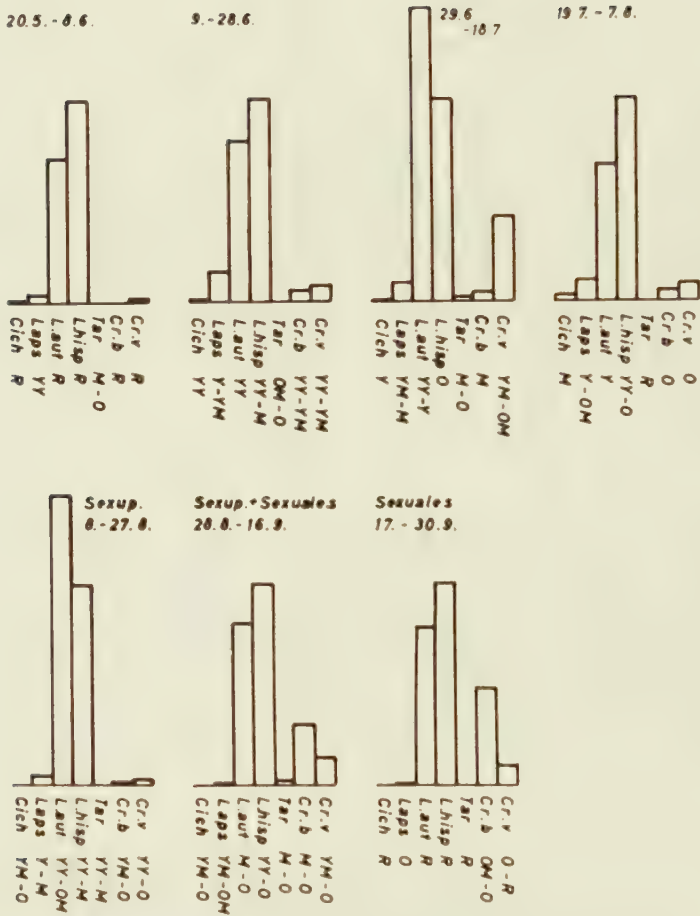


Abb. 16: Ergebnisse der Wirtswahlversuche mit *D. cichorii* ssp. *leontodontis*. Relativer Befall verschiedener Testpflanzen. Hauptwirt: *Leontodon hispidus* = 100%. (Abkürzungen und Symbole s.S. III.)

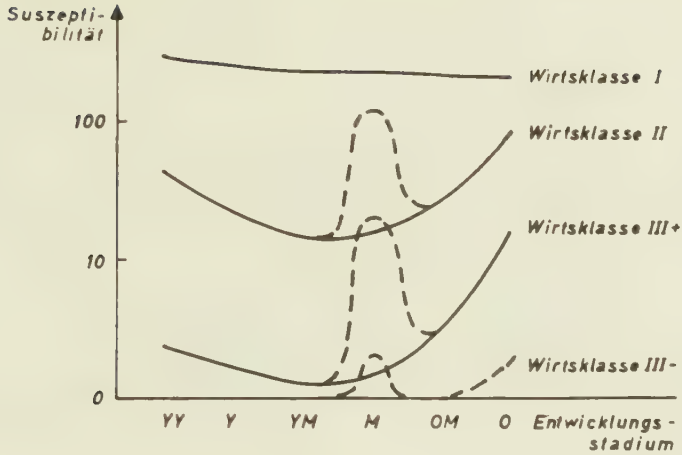


Abb. 17: Schematische Darstellung der Wirtseignung (Suszeptibilität) in Abhängigkeit vom physiologischen Alter des Substrats bei Pflanzen verschiedener Wirtsklassen.

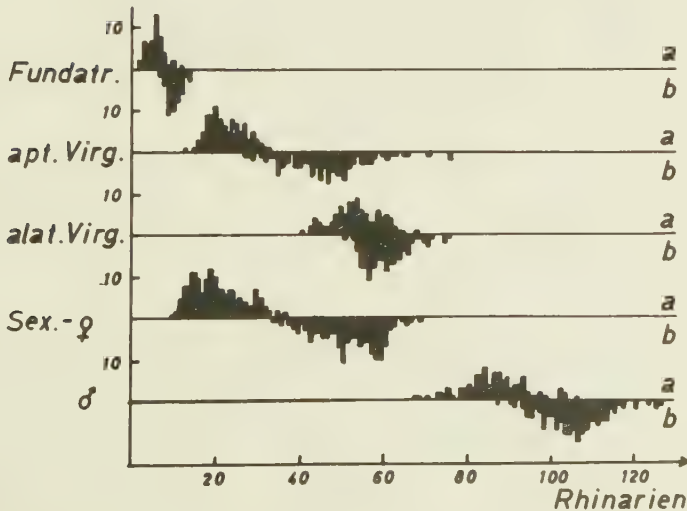


Abb. 18: Zahl der sekundären Rhinarrien auf den Fühlern von *D. jaceae* s.str. (a) und *D. jaceae* henrichi (b).

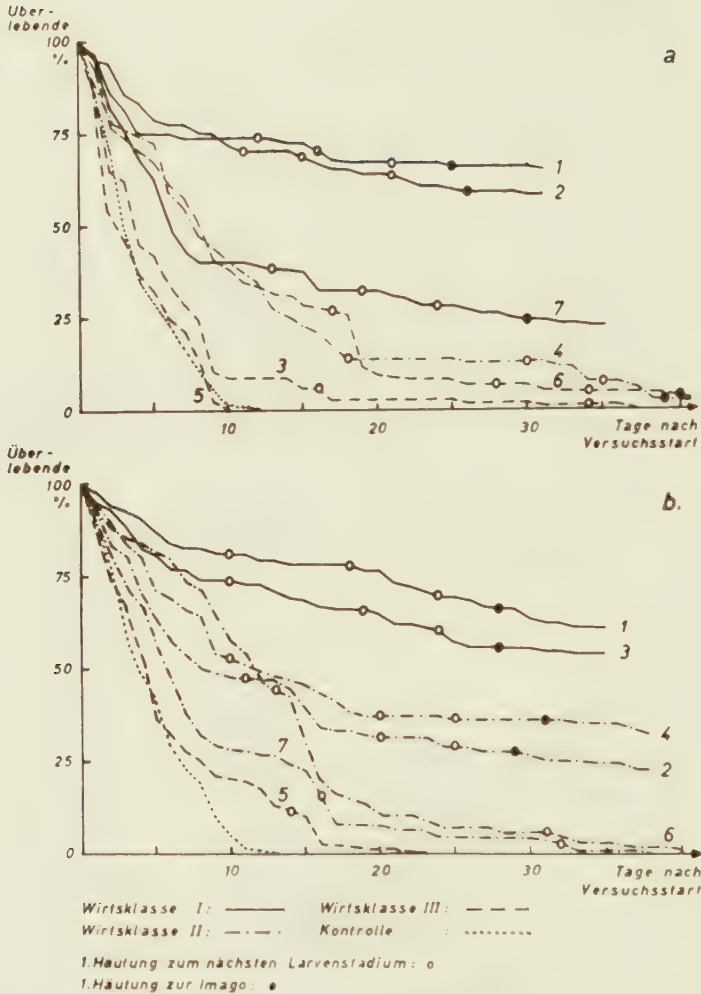


Abb. 19: Entwicklung der Fundatrix-Junglarven von *D. jaceae* s.str. (a) und *D. jaceae* henrichi (b.) auf Substraten von verschiedener Wirtseignung:

1 = *Centaurea phrygia* (270/325); 6 = *Carduus acanthoides* (270/380);
 2 = *C. jacea angustifolia* (315/450);
 3 = *C. scabiosa* (340/430); 7 = *Cirsium olivaceum* x *pa-*
 4 = *C. rhenana* (270/250); lustre (200/220);
 5 = *C. montana* (200/250); 8 = Pflanzenfreie Kontrolle (315/350).
 (in Klammern die Zahl der von a./b. übertragenen Larven.)

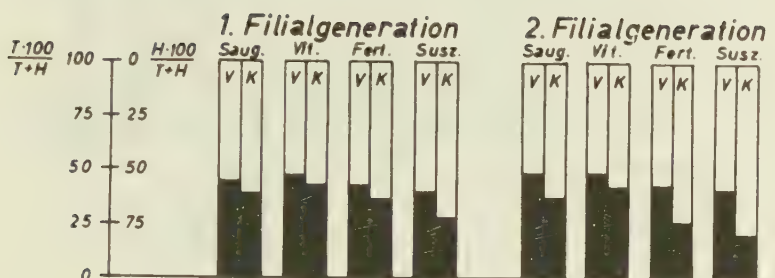


Abb. 20: Gewöhnung von *Dactynotus spec.* an einen nichtspezifischen Testwirt.
Qualitätsvergleich von Testwirt (T) und Hauptwirt (H) im Recundity-Test (dunkler : heller Teil der Kolonnen).
V = Versuch mit apteren Imagines der 1. bzw. 2. Tochtergeneration ex Testwirt;
K = zeitgleiche Kontrolle mit Tieren ex Hauptwirt.
Saug. = Saugrate; Vit. = Vitalität der Imagines; Fert. = Fertilität; Susz. = Suszeptibilität der Pflanzen.

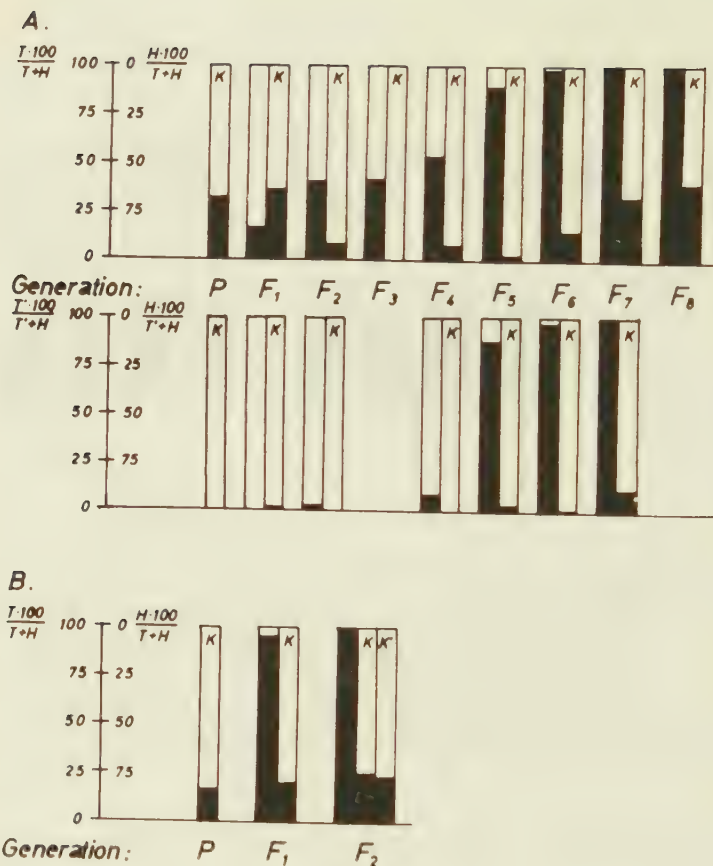


Abb. 21: Umstimmung der Nahrungsspezifität bei Dauerzucht von *D. jacece henrichi* auf einem unteroptimalen Testwirt. (Versuche S₁ 20/2/1958 und S₁ 40/67/1957).
 Vergleich der Wirtsqualitäten (Suszeptibilitäten) von Hauptwirt H (= *Centaurea scabiosa*) und Testwirt T.
 A. T = *Centaurea jacea angustifolia*; T' = *Centaurea jacea jacea*.
 B. T = *Carduus acanthoides*.
 K = Kontrolle mit Tieren ex H;
 K' = Kontrolle mit Tieren ex H_y.



Abb. 22 a



Abb. 22 b.

Abb. 22 a-b: Unbegattete Sexualweibchen von *Dactynotus* (U.) *jaceae* s.str. auf *Centaurea jacea jacea* (a) bzw. *Centaurea jacea angustifolia* (b).

Lebenslauf.

Am 6. 1. 1933 wurde ich, Georg Christian Mosbacher, als Sohn des Winzers Richard Mosbacher und seiner Ehefrau Magdalena, geb. Weber, in Forst / Rheinpfalz geboren. Nach dem Besuch der Volksschule in meinem Geburtsort (1939 - 1943) war ich Schüler des Humanistischen Gymnasiums in Neustadt / Weinstraße, wo ich im April 1952 auch die Reifeprüfung ablegte. Während der ersten 6 Semester meines Biologie-Studiums war ich an der Johannes Gutenberg - Universität in Mainz immatrikuliert. Nach dem bestandenen Vordiplom - Examen in Biologie (Prüfungsfächer: Botanik, Zoologie, Chemie, Physik) kam ich im Sommersemester 1952 an die Ludwig Maximilians - Universität nach München. Hier fertigte ich am Zoologischen Institut unter Leitung von Herrn Professor Dr. W. Jacobs meine Doktorarbeit über die Wirtsspezifität bei Blattläusen an.

Vorlesungen und Übungen habe ich bei folgenden Professoren und Dozenten (in Mainz und München) besucht:

- Zoologie: Autrum, Beutler, Buchner, v. Buddenbrock, Burkhardt, v. Dehn, v. Frisch, Hellmich, v. Holst, Jacobs, Kaestner, Kahmann, Koch, de Lattin, Lindauer, Lorenz, Mislin, Schaller, Schwartzkopff, Wüst.
- Botanik: Barthelmeß, Brauner, Gessner, Höhn, Mägdefrau, Markgraf, Schuphan, Troll, Weber.
- Bakteriologie: Bukatsch, Haccius.
- Chemie: Huisgen, Kern, Schwab, Straßmann.
- Physik: Klages, Klumb.
- Paläontologie: Dehm, Mägdefrau.
- Medizin: Cremer, Rohen.
- Anthropologie: v. Eickstedt.

